Zur Plastidenentwicklung bei Oenothera

von

FRIEDRICH SENSER

1962

Zur Plastidenentwicklung bei Oenothera

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Ludwig-Maximilians-Universität

München

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

vorgelegt

von

Friedrich Senser

aus

Altenbeuern, Kreis Rosenheim

Mai 1962.

Berichterstatter: 1. Doz.Dr.Fr.Schötz

2. Professor Dr.L.Brauner

Tag der mündlichen Prüfung: 20.6.1962

Fotodruck: Mikrokopie G.m.b.H. München 2, Weinstr. 4

Inhalts-Verzeichnis

Seite:

Einleitung 1

Material und Methode 3

Ergebnisse 6

1. Die Entwicklung der normalgrünen Chloroplasten von Oe. suaveolens St. 6
2. Oe. r-lamarckiana × hookeri St. 14
3. Oe. pictirubata mit lamarckiana-Plastiden × ammophila 28
4. Oe. atrovirens × rubricaulis Thorn. 31
5. Oe. flexirubata mit atrovirens-Plastiden × biennis Mü. 35
6. Oe. pictirubata mit biennis-Plastiden × atrovirens 37
7. Oe. silesiaca (subpingens.subcurvans) mit biennis-Plastiden 4o
8. Oe.pictirubata mit atrovirens-Plastiden × hookeri kleinblütig mit nach weiß mutierten biennis-Plastiden 44
9. Oe. albicans.gaudens mit nach gelb mutierten suaveolens-Plastiden 46
10. Oe. suaveolens Mutante "Weißherz" 5o

Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse 59

Literatur 63

Photographische Belege 66

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546810_0082

Einleitung

RENNER konnte bereits 1924 festlegen, daß die verschiedenen Arten von Oenothera z.T. auch unterschiedliche Plastidensorten besitzen. Diese Feststellung wurde in späteren Jahren (RENNER 1929, 1934, 1936a, 1937) immer wieder bestätigt. Die Plastidensorten (es wurden nach den genannten Untersuchungen von RENNER, von SCHÖTZ 1953, 1958a und von W.STUBBE 1959, 196o bisher 5 Typen festgestellt) sind konstant voneinander verschieden und in der Vererbung ihrer spezifischen Eigenschaften vom Kern unabhängig. RENNER hat daher 1929 ein Plastom vom Genom als selbständiges genetisches System abgetrennt.

Die Selbständigkeit des Plastoms offenbart sich folgendermaßen:

1. Durch Auftreten von buntblättrigen Pflanzen (Schecken) bei Artkreuzungen innerhalb der Gattung Oenothera.
   Diese Erscheinung wird dadurch hervorgerufen, daß in eine Bastardpflanze vom Vater und von der Mutter Plastiden eingebracht werden, die u.U. verschiedenen Typen angehören. Wenn eine von diesen mit dem Kern nicht harmoniert und blaß bleibt, während die andere sich völlig normal verhält, so treten in den Blättern des Bastards, je nach seiner Plastidenbesetzung normal grüne und weniger intensiv gefärbte Zonen auf; wir haben einen sog. Bastardscheck vor uns. Die Färbung der blassen Anteile ist dabei in verschiedenen Bastardschecken je nach der vorhandenen Kern-Plastiden-Kombination verschieden, und kann von hellgrün über tiefgelb bis fast weiß gehen (RENNER 1934, W.STUBBE 196o). Mit dem Defekt in der Färbung geht zugleich auch eine Veränderung der Plastidenstruktur einher (SCHÖTZ 1955, 1958b), wobei zu vermuten ist, daß mit den erwähnten verschiedenartigen Farbreaktionen auch Verschiedenheiten in der Ausbildung und Entwicklung der Plastidenstruktur verknüpft sind. Darauf wird ebenfalls von SCHÖTZ 1958 hingewiesen.

2. Durch Mutationsfähigkeit.
   Plastiden können, da sie genetisch selbständig sind, mutieren (RENNER 1934). In allen Fällen, die bisher in der Kultur aufgetreten sind, handelt es sich dabei um Defektmutationen, durch welche die Plastiden, ähnlich wie bei der Bastardscheckung, in ihrer Farbstoffproduktion gehemmt und in ihrer strukturellen Entwicklung gestört werden. Zudem verlieren sie aber auch noch die Fähigkeit zur Photosynthese (SCHÖTZ 1955, 1956).

3. Durch selbständige Reaktionen bei der Steuerung der Vermehrungsgeschwindigkeit der Plastiden (SCHÖTZ 1954, 1958a).

4. Durch die Lebensunfähigkeit bestimmter haploider Kern-Plastiden-Kombinationen im Pollen (W.STUBBE 196o).

Diese Vorgänge, die man allgemein unter dem Begriff Plastidenvererbung zusammenfaßt, haben gemeinsam mit den bekannten anderen genetischen Besonderheiten die Oenotheren zu einem bevorzugten Objekt der Vererbungsforschung gemacht.

Über eine etwaige unterschiedliche Differenzierung der Plastidenstruktur bei den verschiedenen Bastardschecken und bei Formen, in denen das Kern-Plastiden-Verhältnis auf andere Weise (etwa durch Genmutation, vgl. SCHÖTZ 1962) gestört ist, sowie bei Plastidenmutanten, liegen bis heute keine Angaben vor, und es erschien daher notwendig, darüber einmal vergleichende Untersuchungen vorzunehmen. Diese haben wiederum die Kenntnis der normalen Entwicklung der Chloroplastenstruktur zur Voraussetzung.

Darüber gibt es zwar eine ganze Reihe von elektronenmikroskopischen Untersuchungen, wie z.B. die von EIBERS (1957), HEITZ (1955, 196o), MENKE (1959, 196o), MÜHLETHALER (196o), MÜHLETHALER u. FREY-WYSSLING (1959), PERNER (1957), STRUGGER (1957), STRUGGER u. KRIGER (196o), STRUGGER u. PERNER (1955), STRUNK

u. WARTENBERG (1960), v.WETTSTEIN (1957, 1958). Speziell mit Oenothera beschäftigen sich aber nur MENKE (1959, 1960) und W.STUBBE und v.WETTSTEIN (1956).

Lichtmikroskopische Untersuchungen dieser Art wurden von zahlreichen Autoren (z.B. BARTELS, 1955; HEITZ u. MALY, 1953; PERNER, 1957; STRUGGER, 1953, 1954; UEDA, 1959; weitere Literatur bei FASSE-FRANZISKET 1956) mit z.T. sehr widersprechenden Ergebnissen ebenfalls an verschiedenen Pflanzen durchgeführt. Eingehendere Untersuchungen an Oenothera fehlen aber völlig und es finden sich nur einige wenige Angaben bei KRUMBHOLZ (1925), SCHÖTZ (1955, 1958b) und W.STUBBE (1955, 1956). Noch spärlicher sind die Veröffentlichungen über Plastidenveränderungen in Blütenblättern. Bei Oenothera wurden diese bislang überhaupt nicht untersucht.

Material und Methode.

Es wurden folgende Arten und Verbindungen mit der angegebenen Plastidenausstattung untersucht :

1. Oenothera suaveolens St. (albicans.flavens) (AB; II)*
2. Oe. r-lamarckiana (velans.gaudens) x Oe. hookeri (^{h}hookeri.^{h}hookeri) = velans.^{h}hookeri (AA; III).
3. Oe. pictirubata (pingens.rubens) mit lam.-Plastiden x Oe. ammophila (rigens.percurvans) = rubens.percurvans mit lam.-Plastiden (BC; III).
4. Oe. atrovirens (pingens.flectens) x Oe. rubricaulis Th. (tingens.rubens) mit biennis-Plastiden = pingens.rubens mit biennis-Plastiden (BB; II).
5. Oe. flexirubata (flectens.rubens) mit atrovirens-Plasti-

---

* Bezeichnung der Genome und Plastome nach W.STUBBE 1959.

den × Oe. biennis Mü. (albicans.rubens) = flectens.rubens mit biennis-Plastiden (BC; II).

6. Oe. pictirubata (pingens.rubens) mit biennis-Plastiden × atrovirens (pingens.flectens) = atrovirens (pingens. flectens) mit biennis-Plastiden (BC; II).

7. Oe. silesiaca (subpingens.subcurvans) × (Oe.rubricaulis Th. × silesiaca) tingens.subcurvans mit biennis-Plastiden = silesiaca (subpingens.subcurvans) mit biennis-Plastiden (BC; II).

8. Oe. pictirubata mit atrovirens-Plastiden × hookeri kleinblütig mit nach weiß mutierten biennis-Plastiden = pingens.^{h}hookeri mit nach weiß mutierten biennis-Plastiden.

9. Oe. albicans.gaudens mit nach gelb mutierten suaveolens-Plastiden (wurde freundlicherweise von Herrn Dr.W.STUBBE zur Verfügung gestellt).

lo. Oe. suaveolens Mutante "Weißherz"; zeitweise ausbleichende Form.

Die Herstellung der Kreuzungen erfolgte in den Jahren 1959 und 196o. Die Samen wurden in der üblichen Weise auf feuchtem Filterpapier zum Keimen gebracht, die Keimlinge im Gewächshaus in Schalen pikiert und, nachdem die Pflanzen kräftig genug waren, ein Teil von ihnen ins Freiland gepflanzt.

Am günstigsten zu untersuchen waren die Gewächshauspflanzen, da extreme Witterungsbedingungen und ihre Folgen von ihnen ferngehalten wurden und außerdem in den Chloroplasten infolge der geringeren Belichtung weniger Speicherstoffe angehäuft waren. Im Vergleich mit den Gewächshauspflanzen wurden aber auch Pflanzen aus dem Freiland und solche, die unter ziemlich schwacher Beleuchtung (6 ooo Lux) kultiviert wurden, untersucht. Die großblättrigen Sommerrosetten, die Winterrosetten mit ihren kleineren Blättern und die Übergangsformen zwischen beiden wurden ebenfalls auf Unterschiede bezüglich der Entwicklung ihrer Plastiden geprüft.

Alle verwendeten Oenotheren-Arten stammen aus den Kulturen von Herrn Dr. SCHÖTZ. Die mikroskopischen Beobachtungen, sowie die photographischen Aufnahmen wurden mit einem binokularen Arbeits- und Forschungsmikroskop Stativ W, der Fa. CARL ZEISS, gemacht, das mir freundlicherweise die Deutsche Forschungsgemeinschaft durch Herrn Dr. SCHÖTZ zur Verfügung stellte.

Für die Ausführung meiner Untersuchungen boten sich die bei vielen lichtmikroskopischen Arbeiten verwendeten Fixierungs- und Färbungsmethoden als Grundlagen an. Da die Ergebnisse dieser Veröffentlichungen aber sehr uneinheitlich sind, was z.T. wohl auf die Verschiedenartigkeit der angewandten Methoden zurückzuführen ist, so erschien es notwendig, die Untersuchungen am fixierten Material stets durch Beobachtung des lebenden Objekts zu kontrollieren.

Bei einer solchen Untersuchung wurden stets zunächst die fertig entwickelten Plastiden eines Typs nach ihrer äußeren Form und, soweit möglich, auch nach ihrer inneren Struktur untersucht. Dann wurde zu immer jüngeren Stadien übergegangen.

Zuerst wurden jeweils Blattschnitte im Vakuum mit einer o,5 molaren Glucoselösung (Leitungswasser) infiltriert und mikroskopiert. Als nächstes erfolgte Vitalfärbung mit Rhodamin B, welche vor allem die Granastruktur deutlicher sichtbar machte. Am zweckmäßigsten erwies sich dabei folgende Durchführung: Handschnitte, meist quer durch das Blatt, wurden mit einer o,5 molaren Glucoselösung (s.oben), der auf je 3 ml noch 2 Tropfen 1%igen Formalinwassers zugesetzt waren, unter dem Deckglas kurz im Vakuum infiltriert. Hierauf wurden die Schnitte in ein Gemisch von o,9 ml 1 molarer wässriger Glucoselösung, 4,o ml Wasser und o,1 ml Rhodamin B-Lösung (Rhodamin B : Wasser = 1:2o) gebracht und ein zweites mal kurz infiltriert.

Die jüngsten Plastidenstadien lassen sich jedoch mit diesen Methoden nicht einwandfrei untersuchen und ihre Differenzie-

rungen können nur an fixierten und gefärbten Mikrotomschnitten beobachtet werden. Es wurde dabei im wesentlichen die von STRUGGER (1953, 1954b) und G.GRAVE (1955) ausgearbeitete Methode angewandt. Als Fixierungsmittel diente 2%ige wässrige OsO_4-Lösung, die bei Oenothera ziemlich schnell auch in die dichteren Gewebe eindringt und sehr gute Resultate brachte. Eingebettet wurde in Paraffin, dem Spuren von Bienenwachs zugesetzt wurden. Die Osmiumschwärze läßt sich mit Kaliumpermanganat und Oxalsäure (nach LUSTGARTEN, APIERI, VERATTI u.a.; s. ROMEIS 1948, 15. Aufl.) bleichen. Gefärbt wurde mit Säurefuchsin oder mit Hämatoxylin nach HEIDENHAIN; Karbolfuchsin empfiehlt sich ebenfalls als Färbemittel, da es eine beständigere Färbung als Säurefuchsin ergibt.

E r g e b n i s s e

1.) Die Entwicklung der normalgrünen Chloroplasten von Oe. suaveolens St.

Zur Festlegung der in den Chloroplasten von Oe. suaveolens St. ablaufenden Entwicklungsvorgänge wurden zuerst die Plastiden in den Zellen des Vegetationspunktes und dann deren strukturelle Ausdifferenzierung während der Entwicklung der Laubblätter beobachtet. Die zylinderförmigen Zellen der ersten Funicaschicht des Vegetationspunktes haben eine Länge von etwa 11 µ und einen Durchmesser von 6 µ. Die Zellen der darunter liegenden zwei bis drei subepidermalen Schichten sehen mehr würfelartig aus und haben eine Kantenlänge von 6 µ (Taf. 1a). Alle genannten Zellen enthalten je etwa 2o Plastiden. Diese zeigen in Aufsicht meist eine ovale Form, und sind o,8 bis 1,o µ lang und etwa o,6 µ breit. Ihre Dicke beträgt o,2 bis o,3 µ, wenn keine Einschlüsse sie kugeliger formen. Sie liegen im Plasmaschlauch vornehmlich um den Zellkern geschart. Durch ihre bessere Färbbarkeit mit Säurefuchsin

heben sie sich vom Plasma gut ab. Ihre Formveränderlichkeit, die STRUGGER schon 1954 bei Agapanthus feststellte, ist an Dauerpräparaten aus der Mannigfaltigkeit der Plastidenformen (in Aufsicht Tröpfchen-, Keulen-, Hantel- oder Spindelgestalt; z.T. auch asymmetrische Formen) zu erschließen. Auch Teilung durch Einschnürung kommt vor. Manchmal, jedoch nicht regelmäßig, erkennt man am Rande des Plastidenstromas ein oder mehrere mit Säurefuchsin dunkelrot gefärbte, etwa o,2 µ große Bezirke, deren Form infolge der geringen Größe nicht mehr sicher festzulegen ist (Abb. 2, a). Fast die Hälfte aller Plastiden enthält ein bis o,5 µ langes Stärkekorn (Jodreaktion). Dadurch wird ihr Auffinden in der Zelle erleichtert. Zwischen den Plastiden der epidermalen Schicht und denen der 3-4 darunter folgenden Schichten ist in diesem jungen Stadium kein Unterschied zu erkennen.

Um die Weiterentwicklung der Plastiden zu studieren, wurden zunächst Blätter in den verschiedensten Entwicklungszuständen untersucht. Es sollten dabei alle möglichen Entwicklungsstadien der Plastiden aufgefunden werden. Hierbei zeigte es sich, daß auch an ein und demselben Blatt, wenn es noch nicht zu alt ist, sämtliche Entwicklungsstadien gut aufzufinden sind. Allerdings treten manche nur in sehr schmalen Blattzonen auf, die aber durch Kultur unter Schwachlichtbedingungen verbreitert werden können. Die einzelnen Zonen, die in einem etwa 2 cm langen Blättchen mit Plastiden verschiedenen Entwicklungszustandes besetzt sind, zeigt die Abbildung 1.

Im basalen, meristematischen Teil dieses 2 cm langen Blattes (Zone A) sind die Plastiden bereits etwas größer als am Vegetationspunkt und erreichen sehr rasch eine Länge von 1,o bis 1,3 µ. Die bei den Plastiden des Vegetationspunktes erwähnten stark färbbaren und in ihrer Form nicht mehr genau erfaßbaren randlichen Strukturen, sind auch hier noch unverändert vorhanden. Jedoch treten nur noch in den seltensten

Fällen Stärkeeinschlüsse auf (Abb. 2, c). Allein die Plastiden der Stärkescheidezellen des Leitbündels, das sich hier bereits ausdifferenziert, enthalten sie reichlich (Abb. 2, b).

In dem 1 bis 2 mm von der Basis entfernten Blattabschnitt B sind die Dinge grundlegend verändert. Die Plastiden des Mesophylls zeigen in Aufsicht rundliche Umrißformen und erreichen einen Durchmesser von 2,o µ. Im Profil erscheinen sie halbkreisförmig, indem sie sich an der der Zellwand anliegenden Seite abflachen. Ihr Stroma färbt sich, wie bei den Plastiden des Vegetationspunktes, mit dem basophilen Säurefuchsin gut, aber doch etwas ungleichmäßig an. Eine ungleichmäßige Färbbarkeit ergibt sich auch mit dem lipophilen Rhodamin B. Dies könnte vermuten lassen, daß Fette oder Lipoide innerhalb der Plastiden nicht gleichmäßig verteilt, sondern an bestimmten Stellen gehäuft sind. Diese geben sich nach der Färbung als rundliche Flecken (Tröpfchen) im Stroma zu erkennen. Ähnliche Bildungen (Globuli) haben auch MÜHLETHALER (1955) u.a. bereits beobachtet (vgl. v.WETTSTEIN 1957). Zu diesen Unterschieden gegenüber den Plastiden des Vegetationspunktes kommt noch eine weitere Besonderheit: Es tritt nämlich im Zentrum jeder Plastide ein etwa o,6 µ großer Körper auf, der sehr intensiv mit Säurefuchsin färbbar ist (Abb. 2, d). Dieser "Zentralkörper" scheint nicht nach allen Seiten scharf begrenzt zu sein, und man hat den Eindruck, als ragten an manchen Stellen Fortsätze in das Plastidenstroma hinein. Von den oben erwähnten unscharfen, o,2 µ großen Strukturen am Rande des Plastidenstromas ist jetzt nichts mehr zu erkennen. Die Entwicklung von den Typen der Zone A zu denen der Zone B scheint sehr schnell vor sich zu gehen, da Übergangsformen nicht mit Sicherheit gefunden werden konnten. Sowohl die Größe, als auch die Lage der o,2 µ großen Randstrukturen könnte den von MÜHLETHALER und FREY-WYSSLING (1959) an Lilien und von MENKE (196o) an Oenothera hookeri elektronenmikroskopisch beobachteten Einstülpungen der inneren Plastidenmembran bei der Lamellenbildung in den jungen Plastiden entsprechen. Aus

den Einstülpungen entsteht bei Lilien unter schwacher Beleuchtung oder bei Dunkelheit ein zentraler "Prolamellarkörper". In unserem Fall ist die Entstehung des Zentralkörpers ebenfalls mit dem Verschwinden der erwähnten Randstrukturen verbunden; wodurch bis zu einem gewissen Grad wahrscheinlich gemacht wird, daß der von uns lichtmikroskopisch beobachtete Zentralkörper mit dem elektronenmikroskopisch analysierten Prolamellarkörper (MÜHLETHALER und FREY-WYSSLING 1959), bzw. dem Plastidenzentrum (HEITZ 1954, LEYON 1954, v.WETTSTEIN 1958) identisch ist. Der Prolamellarkörper wird von MÜHLETHALER und FREY-WYSSLING als ein verhältnismäßig lockeres Lamellenpaket in der Mitte der Plastide dargestellt. Das Verhalten des Zentralkörpers während der Teilung der Plastiden, wie es später beschrieben wird, scheint uns eher auf eine festere Bindung seiner einzelnen Bestandteile hinzudeuten. Die für das Plastidenzentrum oft angenommene kristalline Ordnung (HEITZ 1954, LEYON 1954) würde daher zu diesem Zeitpunkt mit unseren Befunden besser übereinstimmen. Wir würden uns daher die Entstehung des Zentralkörpers in der Art des Prolamellarkörpers vorstellen und anschließend einen Kristallisationsvorgang in Erwägung ziehen. Dieser führt zur Bildung des Zentralkörpers unter gleichzeitiger Entstehung der erwähnten tröpfchenförmigen Strukturen im Stroma, und zwar treten diese nur im Abschnitt B der untersuchten Blätter auf. In der Blattzone B treten auch 3-4 µ lange (aber unverändert 2 µ breite) Plastiden auf, die in Aufsicht etwa hantelförmig erscheinen. Sie enthalten zwei Zentralkörper. Es handelt sich hierbei um die in dieser Zone besonders oft vorkommenden Teilungsstadien. Aus ihrem verschiedenartigen Aussehen läßt sich der Teilungsvorgang folgendermaßen rekonstruieren :

Vor jeder Teilung des Stromas teilt sich der Zentralkörper. Dieser kann etwas schematisch als Zylinder angesehen werden, von dessen Rand vereinzelt die früher beschriebenen Fortsätze ins Stroma reichen. Die Höhe des Zylinders entspricht etwa seinem Durchmesser. Dieser Zylinder teilt sich nun in der Mitte quer, und die beiden Teilstücke weichen auseinander

(Taf. 1, b). Dabei brauchen sie, wie Abb. 2e zeigt, mit ihren Schnittflächen keineswegs einander parallel zu bleiben, sondern können sich auch gegeneinander verdrehen. Daraufhin erfolgt die Durchschnürung des Plastidenstromas.

Diese Beschreibung scheint der von STRUGGER (1954) geschilderten Teilung unigranulärer Plastiden zu entsprechen. Ein wesentlicher Unterschied zu seinen Befunden ist es jedoch, daß hier bei Oenothera der Zentralkörper in den jüngsten Stadien der Plastidenentwicklung fehlt und erst sekundär gebildet wird. Es handelt sich also keineswegs um ein perisistierendes Primärgranum.

In der Zone C, die etwa 2 bis 3 mm von der Blattbasis entfernt ist, erreichen die Zentralkörper in den Plastiden, bei unveränderter Plastidengröße (2,o µ), einen Durchmesser von (in Aufsicht) 1,o µ (Abb. 2, f; Taf. 1, b). Die Färbbarkeit der Zentralkörper nimmt bei diesem Wachstumsvorgang insgesamt ein wenig ab und sie erscheinen etwas heller. Jetzt erst entstehen die ersten Grana (Übergangszone D), und zwar wachsen sie offensichtlich aus dem Zentralkörper heraus (Abb. 2, g; Taf. 1, b). Zugleich beginnt auch ein starkes Wachstum des Stromas und damit eine Vergrößerung der ganzen Plastiden. Diese werden zumeist 3 bis 4 µ lang und etwa 2 bis 3 µ breit.

In der nun folgenden Zone nehmen die Plastiden eine typisch näpfchenförmige Gestalt an (Abb. 2, h und i) und bilden 8 bis 12 Grana aus. Ein Zentralkörper ist in diesem Zustand nicht mehr zu erkennen. Dieser Vorgang geht relativ langsam vor sich, wie auch die erhebliche Länge dieser Zone erkennen läßt. Innerhalb der einzelnen Zellen verläuft die Chloroplastenentwicklung recht gleichmäßig. Dies zeigt Abb. 2, j, die aus dem 5. mm des untersuchten Blattes stammt. Die dort eingezeichneten Jungplastiden sind stets auch in allen später

folgenden Blattzonen zu finden, besonders in der Nähe von Leitbündeln. Bei ihnen scheint es zu keiner Weiterentwicklung zu kommen. Ähnlich gehemmt sind alle Plastiden der Epidermiszellen. In der Zone B bilden nur mehr einige wenige von ihnen einen Zentralkörper aus. Dementsprechend findet man in den späteren Zonen auch nur selten multigranuläre Plastiden, die dann auch meist unsymmetrische Körper mit bis zu 8 Grana darstellen. Weiter geht die Plastidendifferenzierung in der Epidermis, ausgenommen in den Schließzellen der Stomata nicht.

Die Zone F ist nur mehr an ihrer basalen Region scharf begrenzt. Weiter zur Blattspitze zu werden die Plastiden je nach ihrer Lage im Blatt (Palisaden- oder Schwammparenchym) und der damit verbundenen unterschiedlichen Beleuchtung verschieden groß und entwickeln verschieden große und viele Grana. In der Regel finden sich in Palisadenzellen mehr Plastiden als in den Zellen des Schwammparenchyms. Die Einzelplastiden des Palisadengewebes sind durchschnittlich größer und besitzen mehr wenn auch kleinere Grana als die des Schwammparenchyms.

Die Chloroplasten der Palisadenzellen, welche das meiste Licht erhalten, sind im Durchschnitt 7 bis 8 µ groß und zeigen in Aufsicht eine rundliche Form (Abb. 3, b). Sie enthalten, wie erwähnt, sehr viele Grana (Taf. 1, c). Ihre Durchschnittszahl bei Plastidenaufsicht beträgt in einer optischen Ebene 35-40. Diese zahlreichen Grana entstehen, soviel wir feststellen konnten, sekundär aus den vorher beschriebenen 8 bis 12, die primär aus dem Zentralkörper hervorgegangen sind. Ihre Bildung erfolgt, wie sich mit dem Lichtmikroskop hin und wieder gut beobachten läßt, durch Querteilung der primären Grana. Folgendes Schema veranschaulicht den Vorgang (Abb. 3, a_1-a_4; s. auch Abb. 3, h). Daß hierbei eine Anordnung der Grana in Geldrollenform entsteht, ist selbstverständlich (Abb. 3, c).

Es kommen aber auch Chloroplasten vor, die diese Geldrollenanordnung der Grana sicher nicht haben. Eine Erklärung dafür könnte in dem Ablauf des Teilungsvorganges multigranulärer Chloroplasten gegeben sein. Dieser wurde an normal grünen Plastiden vollentwickelter Blätter untersucht. Dabei zeigte es sich, daß in Blättern aus schwach beleuchteten Kulturen (ca. 6 ooo Lux) Teilungsvorgänge an ausdifferenzierten Plastiden häufiger zu finden sind, als bei normal belichteten Blättern (im Gewächshaus). Bei den ersteren sind in einer Zelle meistens mehrere Chloroplasten gleichzeitig in Teilung begriffen. Im einzelnen geht diese Teilung eines multigranulären Chloroplasten folgendermaßen vor sich :

Der von der Zellwand her betrachtet runde Chloroplast, dessen ovale Grana in ziemlich gleichmäßigen Abständen angeordnet sind, beginnt bevorzugt nach zwei entgegengesetzten Richtungen zu wachsen und nimmt von oben betrachtet eine ovale Form (Taf. 1, d) an. Hierauf bildet sich an seiner Peripherie eine deutliche, stärker lichtbrechende, farblose Schicht aus (Taf. 1, e, Profilstellung) und gleichzeitig verschieben bzw. verdrehen sich die Grana etwas gegeneinander, so daß man den Eindruck einer gewissen Lockerung des sie tragenden Stromagefüges bekommt (Abb. 3, d). Nach einiger Zeit scheint sich zwar die Anordnung der Grana wieder zu stabilisieren, ihre Lagerung weicht aber von der bisherigen dadurch ab, daß sie spiralig um zwei Zentren (die Mittelpunkte der zukünftigen Tochterplastiden) aufgereiht erscheinen. Dabei liegen die, wie oben erwähnt, in Aufsicht oval erscheinenden Grana mit ihren Längsachsen hintereinander (Abb. 3, e). Die Plastide schnürt sich während der geschilderten Vorgänge in der Mitte ein wenig ein (Taf. 1, f) und läßt dort eine sie quer durchziehende farblose Zwischenzone erkennen (Abb. 3, e,h), durch welche die im Prinzip nun bereits gebildeten Tochterplastiden voneinander getrennt werden. Wie Abb. 3, f, zeigt, werden dann die Grana wieder in gleichen Abständen voneinander angeordnet (Taf. 1, g). Dabei tritt die farblose Zwischenzone

die auch schon von FASSE-FRANZISKET 1956 beobachtet wurde, noch deutlicher hervor. Die Zwischenzone scheint in diesem Stadium stofflich leer zu sein. Die beiden Tochterplastiden sind infolgedessen nur noch durch die oben beschriebene, stärker lichtbrechende, periphere Schicht miteinander verbunden. Diese verschmilzt dort, wo sie an die jeweilige Tochterplastide stößt mit deren Stroma; sie ist nämlich an den Tochterplastiden selbst während des Teilungsvorganges bereits wieder völlig zurückgebildet worden (Abb. 3, f). In der weiteren Folge lösen sich die Tochterplastiden voneinander los, und zwar an einer der beiden Linien, mit denen sie die erwähnte periphere Verbindungsschicht berühren. Diese Verbindungsschicht bleibt dabei kragenförmig an einer der beiden Tochterplastiden hängen (Abb. 3, g) und dürfte später mit dieser verschmelzen. Damit ist der Teilungsvorgang eines multigranulären Chloroplasten abgeschlossen. Meist sind die sich teilenden Chloroplasten stärkefrei; wenn dennoch kleine Stärkekörnchen vorhanden sind, so liegen sie während des Teilungsvorganges in einem der Mittelpunkte der zu bildenden Tochterplastiden (Abb. 3, e).

Der geschilderte Vorgang der Teilung von multigranulären Chloroplasten ist viel komplizierter, als die einfache Durchschnürung einer wenig-granulären Plastide oder die Teilung einer Plastide mit nur einem Zentralkörper, wie sie in Abb. 2, e, gezeigt wurde. Bemerkenswert erscheint, daß, solange die unmittelbar aus dem Zentralkörper hervorgegangenen 8-12 Grana die ganze Granastruktur der Plastiden darstellen, die einfache Stromadurchschnürung bevorzugt wird, und daß der Übergang zu den dargelegten verwickelteren Teilungsvorgängen erst im Anschluß an die Teilungen der Grana selbst vor sich geht. Eine Viskositätssteigerung des Stromas im Laufe der Plastidenentwicklung, wie sie FASSE-FRANZISKET 1956 für Agapanthus umbellatus annimmt, dürfte auch bei unserem Objekt vor sich gehen. Der veränderte Teilungsmodus dürfte aber nicht allein darauf zurückzuführen sein, sondern setzt wohl auch, wie auch FASSE-FRANZISKET bereits anführt, zunehmende strukturelle Differenzierungen voraus.

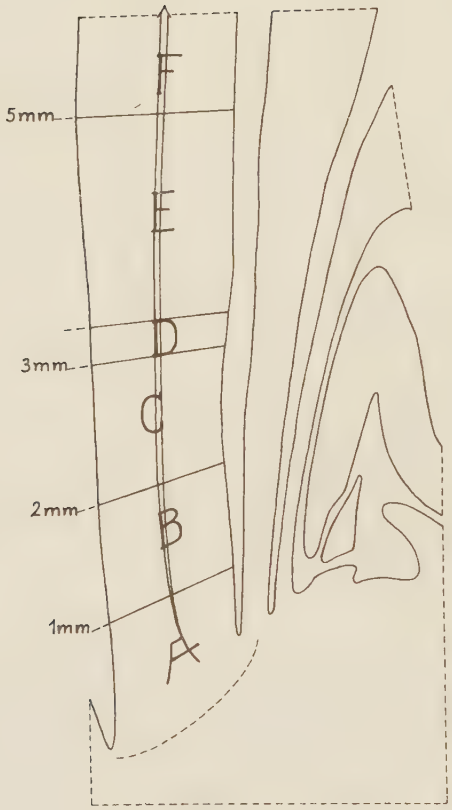


Abb.1.

Oe. suaveolens St. Die verschiedenen Zonen der Plastiden-entwicklung an einem 2 cm langen Blatt.

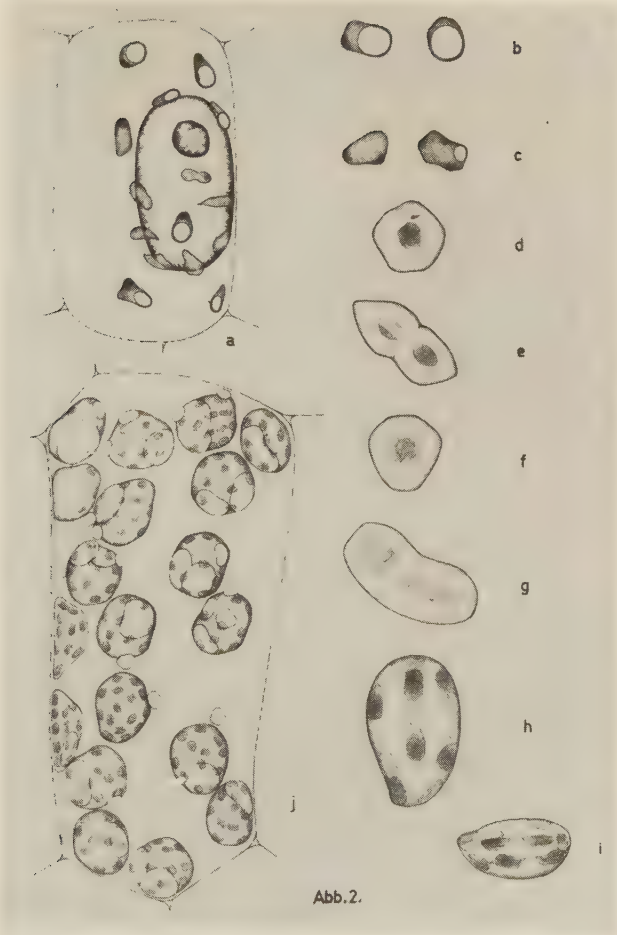


Abb.2.

Oe. suaveolens St. a-j Ausdifferenzierung der Jungplastiden zu multigranulären Chloroplasten.

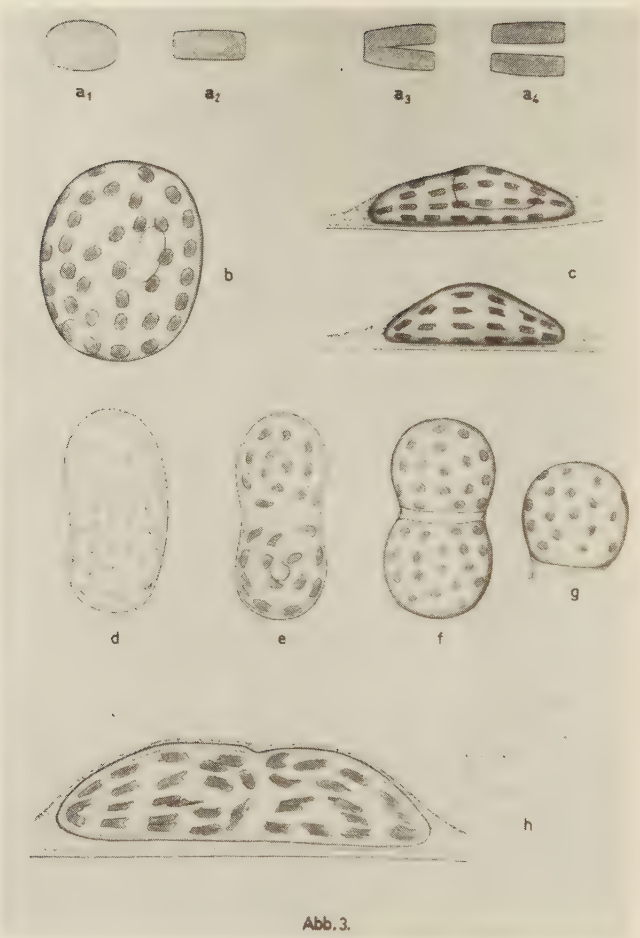


Abb. 3.

Oe. suaveolens St. a_1-a_4 sekundäre Granabildung; b-c normale Chloroplasten; d-h Ablauf der Chloroplastenteilung.

2.) Oe. r-lamarckiana × hookeri St.

Die Kreuzung von r-lamarckiana mit hookeri St. liefert 2 verschiedene Bastardtypen. Die in jedem Fall rein grünen gaudens. ^{h}hookeri und die velans.^{h}hookeri mit, wenn sie lamarckiana Plastiden besitzen, hellem, in bestimmten Perioden fast weiß erscheinendem Laub.

Velans.^{h}hookeri gehört zu den Formen, bei denen periodische Ausbleichungen des Laubes auftreten (albivelutina-Typ; SCHÖTZ 1958b). Während der Keimung und in der ersten Zeit danach sind die Kotelydonen rein grün. Später vermag aber das an der Keimblattbasis befindliche Meristem, nach einer kurzen Übergangsperiode, nur noch weißliche Gewebe zu bilden, wodurch die Keimblätter zuletzt in eine apikale grüne und eine basal gelegene weiße Zone geteilt werden. Auch die ersten Laubblätter sind von Anfang an weißlichgrün (Abb. 4, a). In diesem Entwicklungsstadium sterben die im Gewächshaus aufgezogenen Pflanzen in Massen ab. Nur einige wenige überleben die 2-3 Monate dauernde Ausbleichungsperiode und ergrünen dann so stark, daß sie den Freilandbedingungen ohne Schwierigkeit standhalten und zur Blüte kommen. Von der Ausbleichung nicht betroffen werden die in den Bastard eingebrachten hookeri-Plastiden. Sie bleiben stets grün.

Diese Erscheinung wurde schon 1913 von DE VRIES, sowie später (1924) von RENNER beschrieben. Sie tritt in etwas abweichender Form auch bei (Oe. biennis × r-lamarckiana) albicans.velans mit lamarckiana-Plastiden auf, und in der Untergattung Raimannia in den mit odorata-Plastiden ausgestatteten l.v und B.I-Bastarden der Kreuzungen Oe. odorata (v.I) × Berteriana (B.l) (STURM 1938).

Welche Veränderungen bei diesen Vorgängen an den Plastiden vor sich gehen, wurde an Schnitten durch voll ausdifferenzierte, etwa 9 mm lange Keimblätter, sowie durch blasse und wieder grün werdende Rosettenblätter untersucht (vgl. auch Tab. 1).

Schnitt 1 :
Die Lage des ersten Querschnittes durch die Keimblätter war 1 mm von der Blattspitze entfernt, also in der am stärksten grün gefärbten Zone (Abb. 4, a_1). Die zylinderförmigen Palisadenzellen (etwa 5o µ lang und 2o µ breit) enthalten dort etwa 23 völlig normal geformte und strukturierte Chloroplasten (s. suaveolens St.). Diese sehen in Aufsicht rundlich aus. Ihr Durchmesser beträgt ungefähr 6 µ. Sie enthalten sämtlich Stärke in Form von 1-4 unregelmäßig gestalteten, etwa 2 µ großen Körnchen. Vereinzelt findet man in Teilung begriffene Formen, die sich dem bei der suaveolens St. beschriebenen Teilungstyp einordnen. Zwischen den ziemlich gleichmäßig großen Chloroplasten liegen in derselben Zelle nicht selten an die 12 nur 1 µ große runde Jungplastiden. Auch bei ihnen beobachtet man gelegentlich Teilungen durch Einschnürungen. Die Abb. 4, b stellt eine Zelle aus dieser Zone dar.

Schnitt 2 :
Die 2,5 mm von der Keimblattspitze entfernte nächste Zone ist ein klein wenig heller gefärbt (Abb. 4, a_2). Die Palisadenzellen sind dort 55 µ lang und 25 µ breit. Sie enthalten eine bei weitem größere Zahl von multigranulären Plastiden als die Zellen der vorigen Zone. Diese sehen aber recht uneinheitlich aus, und es kommen vakuolisierte, sowie größere und kleinere normale Chloroplasten mit allen Übergängen (insgesamt etwa 32) vor. Daneben treten noch die bereits erwähnten farblosen Jungplastiden auf (Abb. 4, c). Die größeren der normalen Chloroplasten erreichen nicht ganz die Ausmaße der Plastiden aus der Spitzenzone. Sie haben einen Durchmesser von etwa 5 µ und führen in ihrem Inneren weniger, sowie auch kleinere Stärkekörnchen. Sehr häufig sind Teilungsstadien festzustellen. Wenn sich nun die dabei entstehenden Tochterplastiden nach kurzer Zeit weiterteilen, noch ehe sie zur ursprünglichen Größe heranwachsen konnten, so führt das zu einer zunehmenden Verminderung der Plastidengröße. Die Tatsache, daß in einer Zelle so verschieden große Plastiden nebeneinander

vorhanden sind, erklärt sich daraus, daß diese Teilungen nicht bei allen Chloroplasten zur selben Zeit einsetzen. In der Regel liegen die aus einer kurz vorausgegangenen Teilung hervorgegangenen gleich großen Tochterplastiden noch so nahe beisammen, daß ihre Entstehung unschwer zu erkennen ist. Daneben findet man immer wieder kleinere multigranuläre Plastiden, die in Bezug auf Größe und Lage keine Gegenstücke haben. Diese scheinen aus den noch vorhandenen Jungplastiden hervorgegangen zu sein. Für eine solche Entstehung scheint auch die Tatsache zu sprechen, daß die Zellen in dieser Zone weniger von den 1 µ großen Jungplastiden enthalten (etwa 7) als in der vorher erwähnten dunkelgrünen Keimblattspitze (etwa 12).

Die vakuolisierten Chloroplasten (etwa 1o) haben einen Durchmesser von 6-7 µ. Die Chloroplastenmembran umspannt die Vakuole sowie das seitlich an dieser sitzende Stroma mit dem Grana (Abb. 4, c_1). Man kann im Mikroskop bei länger dauernder Beobachtung gut verfolgen, wie die wachsende Vakuole den Plastideninhalt auf die Seite drängt und die Grana dabei näher aneinandergeschoben werden. Tafel 1, h, i, zeigt Chloroplasten während dieser Vorgänge. Die Verschiebung der Grana ist das erste sichtbare Anzeichen einer solchen strukturellen Veränderung. Dann geht die Vakuolisierung ohne Zwischenstufen und u.U. innerhalb weniger Minuten vor sich (Taf. 2, a). Bemerkenswert erscheint dabei, daß, sobald in einer Zelle auch nur ein Chloroplast vakuolisiert ist, andere multigranuläre Chloroplasten sich gehäuft zu teilen beginnen (Abb. 4, c_2).

Schnitt 3 :
3,5 mm von der Keimblattspitze entfernt befindet man sich noch innerhalb desselben etwas helleren Bereiches, der als Übergangszone bezeichnet wird (Abb. 4, a_3). Die Größe der Zellen und ihre Gesamtplastidenzahl stimmt mit den für den letzten Schnitt gemachten Angaben überein (Abb. 4, d). Die normal gestalteten Chloroplasten (etwa 24) sind ungefähr

4-5 µ groß. In seltenen Fällen erreichen sie einen Durchmesser bis zu 7 µ (Taf. 2, b). Die 1 µ großen Jungplastiden (etwa 1o) sind ebenfalls vorhanden und durch Übergangsformen mit den normalen Typen verbunden. Die größeren noch unverändert normalen Chloroplasten enthalten meist etwas Stärke. Fast die Hälfte aller multigranulären Plastiden ist aber vakuolisiert (etwa 15). Ihr Durchmesser variiert von 4 µ bis 7 µ.

Schnitt 4 :
4 mm von der Blattspitze entfernt liegt genau die Grenze zwischen der Übergangszone und der weißen Basiszone des Keimblattes (Abb. 4, a_4). Die Palisadenzellen haben eine Länge von etwa 47 µ und eine Breite von ungefähr 22 µ (Abb. 4, e). Sie enthalten ungefähr 17 normale und 1o vakuolisierte Chloroplasten, neben etwa 19 unausdifferenzierten Jungplastiden. Die funktionsfähigen Chloroplasten haben hier fast nie mehr als 12 Grana und sind beinahe alle gleichmäßig 4 µ groß. Hin und wieder schließen sie ein Stärkekorn von 1 µ Größe ein. Die vakuolisierten Chloroplasten zeigen im Höchstfall einen Durchmesser von 5 µ; sie sind also kaum größer als die normalen multigranulären Plastiden. Bemerkenswert erscheint die große Zahl der Jungplastiden, von denen sich bis zu 2o in einer Zelle befinden (Taf. 2, c).

Schnitt 5 :
4,5 mm von der Spitze entfernt ist das Keimblatt gelblichweiß gefärbt (Abb. 4, a_5). Die Zellen der obersten Palisadenschicht sind etwa 45 µ lang und 4o µ breit (Abb. 4, f). In ihnen befinden sich bis zu 1o (meist 5-7) Chloroplasten von etwa 8 µ Durchmesser. Etwa 3 von diesen sind stets vakuolisiert. Außerdem sind etwa zehn 4 µ große Chloroplasten vorhanden, die wohl entweder aus Jungplastiden oder durch Teilung größerer Chloroplasten entstanden sind (Taf. 2, d). Auch bei ihnen können vakuolisierte Formen auftreten. Daneben sind pro Zelle noch etwa 23 Jungplastiden vorhanden, die aber wegen ihrer geringen Größe von 1-2 µ schlecht zu erkennen sind.

Die starke Verschiebung der Plastidenzahlen zu Gunsten der Jungplastiden vermittelt den Eindruck einer Hemmung der Plastidenentwicklung.

Schnitt 6 :
In 5,5 mm Entfernung von der Keimblattspitze (Abb. 4, a_6) sind die weißlich gelben Zellen 45 µ lang und 22 µ breit (Abb. 4, g). Es treten in ihnen 1 bis 3 starke vergrößerte Plastiden besonders auffällig hervor. Diese können einen Durchmesser von 15 bis 2o µ erreichen. Sie besitzen eine dementsprechend große Zahl von Grana und sind schwach grün gefärbt. Ähnlich große Plastiden wurden von BARTELS (1957) bei Epilobium-Bastarden festgestellt. An Oenothera wurden diese "Riesenchloroplasten" bereits von STURM 1938, SCHÖTZ 1954 und W.STUBBE 1958 beobachtet. Die genannten Autoren haben jedoch übersehen, daß in jeder Zelle regelmäßig noch 2o-25 Jungplastiden vorhanden sind. Bei ihrer bereits erwähnten schlechten Erkennbarkeit ist dies jedoch verständlich.

SCHÖTZ (1954) hat festgestellt, daß es in mit lamarckiana-Plastiden besetzten, blassen Teilen von velans.^{h}hookeri-Pflanzen zu starken Reduktionen des Flächenwachstums kommt. Diese gehen auf Hemmung der Zellteilungen zurück und SCHÖTZ vermutete, daß dann ein Stillstand in den Zellteilungen eintritt, wenn die zur Teilung anstehenden Zellen nicht über wenigstens 2 Plastiden (gemeint sind die Riesenchloroplasten) verfügen. Ein so einfacher Zusammenhang dürfte wohl nicht bestehen, da ja nur die Chloroplastenzahl, aber nicht die Plastidenzahl so stark reduziert ist. Vielleicht bestehen aber doch zwischen der aufgezeigten Hemmung der Plastidenentwicklung und der Verminderung der Zellteilungsrate gewisse Zusammenhänge.

Die ersten Laubblätter sind im jungen Zustand ebenso gelblichweiß gefärbt wie die Basen der Keimblätter. Sie unterscheiden sich auch in der Plastidenausstattung nicht von diesen. Wenn sie über 1 cm lang geworden sind, so färben sie sich

bei nicht zu starker Beleuchtung am Seitenrande und an der Spitze grün (Abb. 5, a). Diese Ergrünung ist darauf zurückzuführen, daß sich in den Zellen dieser Zonen nach und nach zahlreiche Jungplastiden zu funktionsfähigen Chloroplasten entwickeln. Daher lassen sich hier verhältnismäßig leicht alle Entwicklungsstufen der Jungplastiden zu Chloroplasten beobachten.

Sobald die ersten Laubblätter grünrandig geworden sind, werden in der Mitte der Rosette die neu zuwachsenden Blätter nicht mehr weiß, sondern sind ebenfalls schwach hellgrün gefärbt.

In den verhältnismäßig grünen Zellen am Blattrande sind die vorher erwähnten Riesenchloroplasten nicht mehr vorhanden. In einer nach innen zu folgenden leicht gelb-grünstichigen Übergangszone kommen sie jedoch meistens noch vor. Das Verschwinden der Riesenchloroplasten bei der Wiederergrünung könnte grundsätzlich auf 3 verschiedene Vorgänge zurückgeführt werden: 1. Auf eine Auflösung, 2. auf eine Vakuolisierung die mit einem Zerplatzen endet und 3. auf eine Aufteilung in kleinere Typen. Eine Auflösung oder Vakuolisierung konnte nirgends festgestellt werden. Für eine Aufteilung sprach zunächst einmal, daß mehrere (z.B. 2 oder 4) Chloroplasten in den Zellen der wieder ergrünten Zonen auffallend nahe zusammengelagert sind. Es konnte dann auch die Teilung der Riesenchloroplasten wirklich beobachtet werden (Abb. 5, b). Neben den durch die Aufteilung entstandenen Plastiden sind zunächst mehr oder weniger kleine Chloroplasten vorhanden, welche sich nach und nach aus Jungplastiden zu entwickeln beginnen. Das Plastidom dieser sekundär ergrünenden Zellen setzt sich also anscheinend aus 2 Teilstücken verschiedener Ontogenese zusammen, nämlich aus solchen Chloroplasten, die unmittelbar aus den Jungplastiden entstehen, und aus einer geringeren Zahl, die auf dem Umweg über den Zustand der Riesenchloroplasten hervorgegangen sind.

Die geschilderten Vorgänge (Ausbleichung und Wiederergrünung) gehen bei allen velans.^{h}hookeri-Pflanzen mit lamarckiana-Plastiden in den ersten Monaten ihres Wachstums vor sich (vgl. auch SCHÖTZ 1958 b und 1959). Es ist dabei gleichgültig, zu welcher Jahreszeit diese Pflanzen ausgesät werden. Die Absterberate während der Ausbleichungsperiode (vgl. oben) läßt sich wesentlich herabsetzen, wenn die Pflanzen während dieser Zeit vor allzu starkem Licht geschützt werden, oder wenn sie auch noch väterliche (hookeri-) Plastiden enthalten. Unter Schwachlichtbedingungen (6 ooo Lux) am Schossen gehindert, können sie dann viele Jahre lang am Leben erhalten werden. Sie werden vom 11. oder 12. Laubblatt an zusehends grün (vgl. SCHÖTZ 1958 b). Es zeigt sich aber, daß sie auch weiterhin periodisch chlorophylldefekt sind. In den Monaten Februar/März, beim Wechsel von der Winter- zur Sommerrosette, bleichen die Rosettenblätter, mit Ausnahme der bald welkenden älteren Blätter langsam von der Blattmitte her beginnend aus. Nur die Blattspitzen bleiben grün. Gleichzeitig werden im Zentrum der Rosette nur helle, ausgeblichene Blätter nachgebildet (Abb. 6a). Nach mehreren Wochen werden dann die neu zuwachsenden Blättchen wieder grün und die blassen größeren Blätter färben sich von der Basis her z.T. ebenfalls grün, so daß z.B. Blätter mit vorübergehend helleren Spitzen entstehen (Abb. 6,b).

Diese im Frühjahr recht auffallenden Veränderungen spielen sich zur gleichen Zeit an velans-Pflanzen in der Schwachlichtkammer, wie auch an denen im Gewächshaus, die größerem Lichteinfall ausgesetzt sind, ab. Ob sie im Laufe mehrerer Jahre an Intensität nachlassen, ist noch nicht ganz klar. Sicher ist jedenfalls,daß bei einer Verlängerung der Lebenszeit dieser Pflanzen durch Verhinderung des Schossens nicht nur eine, sondern noch weitere Ausbleichungsperioden vorkommen.

Bei diesen im jährlichen Rhythmus sich abspielenden Vorgängen wurden im mikroskopischen Bereich folgende Beobachtungen gemacht.

Das Plastidom der Zellen in grünen Blättern setzt sich aus bis dreißig 5-7 µ großen, normal geformten z.T. stärkehaltigen Chloroplasten und etwa zehn 1-2 µ großen Jungplastiden zusammen. Während des Ausbleichens beginnen sich die Chloroplasten zuerst in den Geweben zwischen den Nerven zu verändern. Dabei machen die einzelnen Zellen diese Entwicklung nicht ganz gleichzeitig durch. Man kann deshalb an einem nicht bereits zu hellem Blatt alle Stadien der Plastidenveränderungen finden (Taf. 2, e). (Tafel 2, e_1 entspricht einer Zelle im normal grünen Blatt.)

Die Ausbleichungsvorgänge beginnen mit der Vakuolisierung einzelner Chloroplasten (Taf. 2, f). Gleichzeitig damit wird bei vielen Chloroplasten die Teilung eingeleitet (Taf. 2, e_2). Diese wird z.T. fortlaufend wiederholt, wodurch die Plastiden rasch verkleinert werden (Taf. 2, e_3). Auch diese kleinen Plastiden vakuolisieren dann (Taf. 3, a) und zerplatzen schließlich. Ihre Überreste, jeweils 1-3 Grana in einem häutigen Plastidenreststück werden im Plasmastrom umhergetrieben. Diese Relikte sind mit Sicherheit von Jungplastiden zu unterscheiden und sind offenbar nicht in der Lage sich beim späteren Wiederergrünen, wie die Jungplastiden, zu normalen Chloroplasten zu ergänzen. Zumindest konnte in keinem Fall eine solche Reorganisation mit Sicherheit beobachtet werden.

Die Entwicklung bei der Ausbleichung führt dann schließlich so weit, daß meist neben einer größeren Schar (etwa 2o) 1-2 µ großer Jungplastiden etwa 5 wenig-granuläre Plastiden vorhanden sind, und erstaunlicherweise wie in den Keimblättern ein 15-2o µ großer Chloroplast mit vielen Grana (Taf. 2, e_4; Taf. 3, b).

Die zentralen kleinen Rosettenblätter, die während dieser Zeit entstehen und hellgelbgrün gefärbt sind, bilden neben Jungplastiden und wenigen kleinen Chloroplasten ebenfalls einen Riesenchloroplasten aus (Taf. 3, c; Abb. 5c).

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß die Veränderungen in größeren Laubblättern beim Ausbleichen und Wiederergrünen mit denselben Strukturänderungen verbunden sind, wie in den Keimblättern, nur erfolgt das Ganze nicht in so deutlich getrennten Zonen wie in den Keim- und Primärblättern.

Bei der geschilderten periodischen Ausbleichung der velans. h hookeri-Pflanzen handelt es sich offenbar um einen von einer endogenen Rhythmik gesteuerten Vorgang, der aber auf zwei Grundphänomene zurückzuführen ist. Die erste Ausbleichungsperiode, die während der Entwicklung der Keimblätter beginnt, ist rein an das Lebensalter der Pflanzen gebunden, denn sie tritt immer im gleichen Entwicklungsstadium auf, völlig unabhängig von Außenbedingungen, wie Jahreszeit, Beleuchtung u.ä. Bei mehrjährigen Rosetten setzt die zweite und die u.U. folgenden Ausbleichungen jeweils zu Frühlingsbeginn ein. Es spielt dabei keine Rolle, ob die Pflanzen ursprünglich zur gleichen oder zu recht verschiedenen Zeiten zum Keimen gebracht wurden. Ungeklärt ist dabei allerdings, wodurch hier die Ausbleichung ausgelöst wird, da Pflanzen im Gewächshaus und in einer Kammer mit konstanter Temperatur und unverändertem 12 : 12 ständigem Licht-Dunkel-Wechsel zur selben Zeit in die Ausbleichungsperiode eintreten.

Die morphologischen Veränderungen an den Plastiden gehen nirgends plötzlich vor sich. Schon in den Keimblättern liegt, wie oben erwähnt, zwischen dem grünen und dem blassen Bereich eine schamle Übergangszone. Das Ausbleichen der größeren Blätter beginnt von der Blattmitte, von der Gegend

des Hauptnervs aus. Das Wiederergrünen ursprünglich bleicher Blätter erfolgt von der Basis her. Es scheint in der Ausbleichungsphase eine Substanz zu fehlen, die zur Synthese der Plastidenstrukturen und zur Stabilisierung der Pigmente nötig ist.

In der Tabelle 1 sind die in den Zellen der verschiedenen Keimblattregionen von velans.^{h}hookeri-Pflanzen vorhandenen Plastiden nach ihrem Entwicklungszustand aufgegliedert. Die angeführten Zonen stimmen mit der Lage der oben beschriebenen Keimblattquerschnitte überein. Zur Festlegung der Durchschnittswerte wurden jeweils 6o Zellen ausgezählt.

Tabelle 1

Nr. des Schnittes (= Zone)	Entfernung von der Keimblattspitze in mm	normale Chloroplast., bzw. Riesenchloropl.(R)	vakuolisierte Chloroplasten	Jungplastiden (wenige µ groß)	Gesamtzahl aller Plastiden	Gesamtzahl normalen Chloroplast (einschl.R) Jungplastid
1	1,o dkl.grün	24	-	12	36	36
2	2,5 hl.grün	31	1o	7	48	38
3	3,5 hl.grün	24	15	1o	49	34
4	4,o Grenze	17	1o	19	46	36
5	4,5 weiß	15	4	22	41	37
6	5,5 weiß	2(R)	-	23	25	25
ergrünende Zelle des 1.Laubblattes		(7)	-	(28)	35	35

( ) = normale Chloroplasten und Jungplastiden sind durch Übergangsformen miteinander verbunden.

Diskussion (vgl. Tabelle 1).

Die Gesamtzahl der Plastiden pro Zelle ist zu Beginn der helleren Übergangszone (Schnitt 2) bedeutend höher als in der grünen

Spitze (Schnitt 1). Dies ist wohl sicher nicht durch die Vergrößerung der Zellen bedingt, da diese nur recht gering ist (5o × 2o μ : 55 × 25 μ). In der folgenden hellergrünen Übergangszone (Schnitt 3) und an der Grenze zur blassen Keimblattbasis (Schnitt 4) bleibt diese hohe Plastidenzahl in den Zellen ziemlich gleichmäßig erhalten und fällt erst gegen die Zone 5 und dann vor allem gegen die Blattbasis zu (Zone 6) stark ab. In den Zonen 2-5 ergibt sich dabei eine gewisse Parallelität mit den vorhandenen vakuolisierten Chloroplasten.

Die Zahl der normalen Chloroplasten ist an der Grenze zwischen Keimblattspitze und hellerer Übergangszone (Zone 2) ebenfalls stark erhöht, sinkt aber innerhalb der letzteren (Zone 3) sofort wieder ab. Diese Abnahme setzt sich weiterhin ziemlich gleichmäßig fort und erst im letzten Intervall (Zone 5 - Zone 6) erfolgt eine ganz abrupte Reduktion der Zahl der normalen Chloroplasten.

Parallel mit der Steigerung der Zahl der normalen Chloroplasten in einer Zelle geht jeweils ein verringerter Gehalt an den 1-2 μ großen Jungplastiden (vgl. Zone 1 mit Zone 2), und die Verminderung der Anzahl der normalen Chloroplasten ist in gleicher Weise mit einer Erhöhung der Jungplastidenzahl gekoppelt (Zone 2 - Zone 5). Diese Relation stimmt nur bei den für die Blattbasis festgestellten Werten (Zone 6) nicht; sie ist aber z.B. auch für die grünen Zellen der Primärblätter (letzte Zeile der Tab. 1) gegeben. Auf diese Weise ergibt sich ein erstaunlich konstanter Gesamtwert der Summe aus normalen Chloroplasten und Jungplastiden in den Zellen aller Keimblattbereiche und auch in den grünen Zellen der ersten Laubblätter. Eine Ausnahme macht wiederum nur die farblose basale Zone (6) der Keimblätter (und auch die blasse Zone der Primärblätter, die in der Tabelle nicht angeführt ist). Hier sind aber die beiden noch vorhandenen normalen Chloroplasten nicht mehr im eigentlichen Sinne normal, sondern es handelt sich um die erwähnten

"Riesenchloroplasten". Diese gelten für die Zelle offenbar nicht als einfache Einheiten, sondern werden als "mehrzählig" gewertet. Dadurch ergibt sich in der basalen Zone 6 die erwähnte starke Herabsetzung der Gesamtplastidenzahl. Mit dieser "Mehrzähligkeit" der Riesenchloroplasten würde es auch übereinstimmen, daß diese, wie schon erwähnt, bei der später einsetzenden Wiederergrünung in den Laubblättern sich durch aufeinanderfolgende Teilungen in mehrere normale Chloroplasten auflösen.

Die in den Zellen der Zonen 2-5 noch auftretenden vakuolisierten Chloroplasten zählen bei der Festlegung der für die Zelle erforderlichen Plastidenzahl offenbar nicht mehr mit und werden durch Teilung der vorhandenen normalen Chloroplasten oder durch Nachwachsen von Jungplastiden (Zone 2), vielleicht auch durch beide Vorgänge gemeinsam ersetzt, sodaß die Summe aus normalen Chloroplasten und Jungplastiden konstant bleibt.

Bleiben wir bei der oben erwähnten Annahme, daß in der Ausbleichungsphase eine Verarmung an einer für den Aufbau der Plastiden wichtigen Substanz erfolgt, so könnten wir unter Berücksichtigung der Entwicklungsgeschichte der Keimblätter (s.oben u. SCHÖTZ 1958b) etwa folgenden Entwicklungsverlauf in den einzelnen Zonen der Keimblätter rekonstruieren :

Zone 1:
Die Entwicklung verläuft normal, da die fragliche Substanz etwa noch von der Mutter her im Samen vorhanden ist. Die in der jungen Zelle ursprünglich vorhandenen Jungplastiden wandeln sich in der Weise zu normalen Chloroplasten von 6 µ Durchmesser um, daß im Endeffekt 2/3 (24) der Plastidenausstattung einer Zelle aus solchen und 1/3 (12) aus undifferenziert gebliebenen Jungplastiden besteht. Die 24 Chloroplasten dürften dabei nicht alle unmittelbar aus Jungplastiden hervorgegangen, sondern z.T. auch durch Teilung auseinander entstanden sein.

Zone 2:
Die Entwicklung der Zellen verläuft zunächst noch ziemlich normal. Dann kommt es durch Verarmung an der erwähnten Substanz in einem ziemlich späten Entwicklungsstadium der Zellen zu Vakuolisierungsvorgängen. Die vakuolisierten Plastiden werden besonders anfangs durch Teilung der restlichen normalen, dann auch durch Nachbildung aus den Jungplastiden, wieder ersetzt. Die Vakuolisierung tritt nicht bei allen Chloroplasten, die schließlich von ihr erfaßt werden, zu gleicher Zeit ein. Deshalb beginnen auch die Teilungen der Chloroplasten zu verschiedenen Zeiten. Die Teilungsprodukte können infolge der fortschreitenden Verarmung an der angenommenen Substanz nicht mehr zur ursprünglichen Größe heranwachsen. Die normalen Chloroplasten sind daher nur bis etwa 5 µ groß. Vakuolisiert werden jeweils nur die größeren, die dann einen Durchmesser von 6-7 µ erreichen.

Zone 3:
Die Vakuolisierungsvorgänge und daher auch die Teilungen der Chloroplasten setzen z.T. schon früher ein. Nur noch einzelne Chloroplasten, erreichen die ursprüngliche Größe der Zone 1 (7 µ), die anderen bleiben kleiner (4-5 µ). Auch die vakuolisierten Chloroplasten sind teilweise kleiner (4 µ) als die in der Zone 2, da nunmehr offenbar auch noch nicht ganz herangewachsene Formen von der Vakuolisierung erfaßt werden. Wie die Übergangsformen zwischen Jungplastiden und normalen Typen zeigen, wird der Ersatz für die vakuolisierten Chloroplasten weniger durch Teilung von normalen Chloroplasten geliefert, als vielmehr durch Nachschub aus den Jungplastiden. Diese dürften sich, da ihre Zahl gegenüber der Zone 1 etwa auf derselben Höhe bleibt, ebenfalls durch Teilung vermehren.

Zone 4:
Der Zeitpunkt der Vakuolisierung wird noch weiter vorverlegt. Die Chloroplasten werden bereits bei einer Größe von 4 µ von ihr erfaßt, also wenn sie noch gar nicht vollständig ausgebildet sind (nur 12 Grana). Die abnehmende Zahl der normalen

Chloroplasten zeigt, daß die vakuolisierten Typen nicht mehr wesentlich durch Teilung der übrig bleibenden normalen ersetzt werden können und daß auch eine Nachbildung von Chloroplasten aus den Jungplastiden offenbar nicht mehr so häufig ist. Die Plastidengesamtzahl (ohne die hier offenbar nicht mehr mitzuzählenden vakuolisierten Formen; s. oben) wird zum allergrößten Teil durch Teilung der Jungplastiden wieder erreicht.

Zone 5:

Die Wachstumshemmung der Plastiden nimmt überhand. Die Gesamtzahl der normalen Chloroplasten (24 in Zone 1) wird überhaupt nicht mehr erreicht (normale und vakuolisierte ergeben zusammen nur 18). Eine weitere Bildung von Chloroplasten aus Jungplastiden ist offenbar nicht mehr möglich. Ähnlich wie in Zone 4 ist die Konstanz der Gesamtsumme von normalen Chloroplasten und Jungplastiden infolgedessen nur durch Teilungen der Jungplastiden zu erreichen. An den 8 µ großen Chloroplasten treten bevorzugt Vakuolen auf; sie entstehen jedoch auch vereinzelt an den 3-4 µ großen Plastiden.

Zone 6:

Die Wachstums- und Entwicklungshemmung durch extreme Verarmung an der angenommenen Substanz ist so weit fortgeschritten, daß nur etwa 1-3 Jungplastiden sich noch zu Chloroplasten umbilden konnten. Die undifferenzierten Jungplastiden vermehren sich ähnlich wie in den Zonen 4 und 5. Die bisher konstante Gesamtzahl von etwa 37 Jungplastiden und Chloroplasten wird aber nicht erreicht, weil offenbar, wie oben erwähnt, die ungeteilten Riesenplastiden als mehrere Individuen gelten. Die gleiche Entwicklung wie in Zone 6 nehmen die Zellen auch in den blaß heranwachsenden Rosettenblättern. In den nach und nach ergrünenden Blatträndern sind die wenigen Riesenplastiden durch die zwei- oder vierfache Zahl normaler Chloroplasten ersetzt.

Abb.4.

Velans. ^{h}hookeri mit lamarckiana-Plastiden. a Habitus einer sehr jungen Pflanze mit ausgeblichener Keimblattbasis; b-g Zellen aus verschiedenen Keimblattzonen.

Abb.5.

Velans. hookeri mit lamarckiana-Plastiden. a Habitus einer wenige Monate alten Pflanze mit beginnender Ergrünung am Rande der ersten Laubblätter; b Zelle mit einem sich teilenden Riesenchloroplasten; c einzelner Riesenchloroplast.

Abb.6.

Velans. hookeri mit lamarckiana-Plastiden. a Ausbleichung einer mehrjährigen Pflanze im Frühjahr; b Wiederergrünen mehr oder weniger ausgeblichener Blätter derselben Pflanze.

Die Ausbleichung bei der velans.^{h}hookeri äußert sich also in einer zunehmenden Vakuolisierungstendenz, verbunden mit einer Wachstumshemmung der Chloroplasten. Bei den Riesenplastiden ist eine Teilungsverzögerung festzustellen. Während zu Beginn der Ausbleichung Chloroplastenteilungen in rascher Folge vorkommen, scheint in der Hauptperiode der Ausbleichung die Plastidenvermehrung durch Jungplastiden bevorzugt zu werden. Die Teilungsfähigkeit der Jungplastiden scheint keiner Hemmung unterworfen zu sein.

3.) Oe. pictirubata mit lamarckiana-Plastiden x ammophila.

Bei dieser Kreuzung entsteht u.a. die Verbindung rubens. percurvans. Die lamarckiana-Plastiden ergrünen hier nicht und bilden gelb-grünes Blattgewebe. Die Plastiden entwickeln sich bis zu einem 5-granulären Stadium. Bei rundlicher Form und hellgrüner Färbung erreichen sie einen Durchmesser von 2,5 µ (Abb. 7, a). Dies entspricht der Größe einer normalen suaveolens-Plastide mit derselben Granazahl. Chloroplasten mit höherer Granazahl werden nur in einem Ausnahmefall, der später dargelegt wird, gebildet.

Wenige Millimeter von der Blattbasis entfernt beginnen die lamarckiana-Plastiden abzuflachen (Abb. 7, b). Dabei entstehen unregelmäßig geformte, eckige Gebilde, obwohl die Plastiden keineswegs so eng aneinandergrenzen, daß sie sich gegenseitig deformieren können (Taf. 3, d). Innerhalb dieser abgeflachten Formen entstehen ganz kleine Vakuolen (o,3 µ), die sich nach und nach etwas vergrößern und, wenn mehrere vorhanden sind, z.T. zu einer einzigen vereinigen (Abb. 7, c, d, e, f). Während dieser Vakuolisierung kann vereinzelt auch ein etwa o,3 µ großes hell-lichtbrechendes Tröpfchen auftreten (Abb. 7, f), das sich mit Nilblausulfat rosa färbt, also lipoidhaltige Substanz enthält. Seine Entstehung konnte infolge der Kontrastarmut der Strukturen nicht sicher verfolgt werden. Seine enge Nachbarschaft zu einem oder auch zu

mehreren Grana deutet jedoch darauf hin, daß es von diesen ausgeschieden wird. Die Vakuole nimmt verhältnismäßig rasch das ganze Volumen der Plastide ein, wobei Grana und Lipoidkörperchen (soweit vorhanden) an die Peripherie verschoben werden (Abb. 7, g). Während dieser Vorgänge vergrößert sich die Plastide kaum. In Aufsicht beträgt ihr Durchmesser ca. 3 µ. Zu einer stärkeren Vakuolenvergrößerung, verbunden mit einer Dehnung der Plastiden, kommt es hier nicht, da schon vorher eine Entleerung des Vakuoleninhaltes, d.h. ein Aufplatzen der Plastiden, eintritt. Der dann verbleibende Restkörper hebt sich kaum vom Zellplasma ab. Nur die Grana und allenfalls ein Lipoidtröpfchen erleichtern das Auffinden der mehr oder weniger zerstreuten Plastidenreste (Abb. 7, h, Taf. 3, e). Das Stroma und die Plastidenmembran scheinen sich später noch weiter aufzulösen, denn in den älteren Zellen der Blattspitze befinden sich fast nur noch einzelne kleine häutchenartige Plastidenrelikte, welche meist ein Granum umschließen.

Die geschilderte Degeneration erfolgt sehr rasch. An der weißlich-gelben Basis etwa 1 cm langer Blätter lassen sich die verschiedenen Entwicklungsstadien auf engem Raum vereinigt finden. Wenige Millimeter von dieser Basis entfernt sind jedoch die weniggranulären Chloroplasten bereits zerfallen, was sich äußerlich in einer gelben Färbung zu erkennen gibt. Diese gelbe Farbe bleicht an der Spitze größerer Blätter wieder aus.

Beim Übergang von der kleinen Winterrosette zur größeren Sommerrosette erfolgt anfangs ein stärkeres Ergrünen der neu hinzuwachsenden Gewebe. Abb. 7, i, j, k, l, m zeigt die Blätter ein und derselben Pflanze während dieses Übergangs. Das 1 cm lange Blatt der Abb. 7, i wurde während der Übergangszeit angelegt, daher ist die Spitze dunkler grün gefärbt. Das später von der Basis her nachwachsende Gewebe zeigt wieder den normalen Farbton, wobei der Übergang glei-

tend erfolgt. Die Blätter der Abb. 7, j, k, wurden vor dem Beginn der Veränderungen in der Rosette angelegt. In ihren hellen Spitzen sind die Chloroplasten bereits zerfallen, wie dies bei einer Entfernung von über 1 cm vom Blattgrund bei den Winterrosetten üblich ist. Weiter zur Mitte zu tritt aber auch hier mit einer ziemlich scharfen Grenze die erwähnte grüne Zone auf, welche zur Basis hin allmählich in den normalen Farbton ausläuft. Die nächsten Blätter (Abb. 7, l, m) zeigen dieselbe Erscheinung. Zugleich sieht man an ihnen deutlich, daß entlang den Leitbündeln auch in der weißen Blattspitze die Zellen sekundär wieder ergrünen können. Dies erfolgt durch Chloroplastenbildung aus noch vorhandenen Jungplastiden. Die Grünfärbung der erwähnten Übergangszone kommt dadurch zustande, daß die oben genannten 5-granulären Plastiden hier nicht sofort degenerieren, sondern sich zu 8-granulären Chloroplasten weiterentwickeln, obwohl sie von der Fläche gesehen kaum über 3 µ groß werden (Abb. 7, n). Sie bilden in der oben besprochenen Weise Vakuolen aus (Abb. 7 o, p, q). Nach dem Zerplatzen unterscheiden sich ihre mit Grana und Lipoidtröpfchen versehenen Reste etwas deutlicher vom Zellplasma (Abb. 7, r) als im Normalfall. Abb. 7, s, stellt eine Zelle in der Nähe des Anthocyanfleckes der Abb. 7, k, dar. In ihr sind neben dem Zellkern und einer Schar verschieden großer Jungplastiden z.T. flächig gewordene und bereits im Vakuolisieren begriffene Chloroplasten sichtbar.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß grundsätzlich die Chloroplastenentwicklung bei rubens.percurvans mit lamarckiana-Plastiden nur bis zu einem Stadium mit 5 Grana abläuft. In einem Ausnahmefall (s.oben) werden jedoch bis zu 8 Grana gebildet. Nach der Vakuolenbildung tritt sehr rasch der Zerfall der Plastiden ein, wodurch sich zeigt, daß Stroma und Plastidenmembran nur recht schwach ausgebildet sind. Lipoidhaltige Substanzen werden ab und zu freigesetzt.

Abb.7.

Pingens.percurvans mit lamarckiana-Plastiden. a-h und n-r,s Plastidendegeneration; i-m verschieden alte Blätter während des Übergangs von der Winter- zur Sommerrosette, j und k enthalten noch normal grüne ammophila-Plastiden.

4.) Oe. atrovirens × rubricaulis Thorn.

Bei dieser Kreuzung entsteht der gescheckte Bastard pingens. rubens, der völlig dem aus atrovirens.biennis entspricht. Die hellen Sektoren sind dabei von den Plastiden der rubricaulis (= biennis) besetzt.

Die Entwicklung der Jungplastiden des Vegetationspunktes zu den 2 µ großen, mit einem Zentralkörper ausgestatteten Formen geht genauso vor sich wie bei der grünen suaveolens St. Auch die primär, aus dem Zentralkörper hervorwachsenden Grana (Abb. 8, a), meist 8 Stück, entstehen in ganz normaler Weise (vgl. Kapitel über suaveolens St.). Vergleicht man die später ausbleichenden Plastiden des pingens.rubens-Bastards mit den entsprechenden 8 granulären der grünen suaveolens, so scheinen die ersteren im Wachstum gehemmt zu sein, da sie durchschnittlich um 1 µ kleiner sind. Auch ihre Färbung ist etwas heller. Größere Unterschiede treten aber erst auf, wenn die ersten Teilungen der Grana selbst erfolgt sind, also wenn die Plastiden etwa 12 Grana enthalten. Es kommt dann zu einer Vakuolisierung (Taf. 3, f), wie sie von SCHÖTZ bereits 1955 erwähnt wurde. Zuerst entsteht dabei in einer bis zu 5 µ großen 12-granulären Plastide eine Vakuole von 1,5 bis 2 µ Durchmesser (Abb. 8, b, d). Kleinere Vakuolen konnten nicht beobachtet werden. Die Plastiden sind in diesem Zustand größer, als es sonst bei dieser Granazahl der Fall ist. Wenn man aber von dem Gesamtvolumen der Plastiden dasjenige der Vakuolen abzieht, so ergibt sich etwa die Normalgröße. Die Vergrößerung geht also nur auf die Vakuolenbildung und nicht auf eine Stroma- oder Granavermehrung zurück. Die Granazahl steigt (mit einer später zu diskutierenden Ausnahme) nie über 15 an. Die Plastidenmembran dürfte wohl nur passiv gedehnt werden und kein echtes Wachstum zeigen. Da in keinem Falle, wie etwa bei Oe. pictirubata mit lamarckiana-Plastiden × ammophila (vgl. 3.), kleinere Vakuolen als 1,5 bis 2 µ festgestellt werden konnten, ist anzunehmen, daß die wohl primäre strukturelle

Desorganisation der Plastiden erst bei einem bestimmten Schwellenwert spontan zur Vakuolenbildung führt.

Die Vakuolen, von denen auch 2 in einer Plastide entstehen können (Abb. 8, c, g), vergrößern sich in der weiteren Entwicklung langsam. Dabei treten gleichzeitig auch im eigentlichen Plastidenkörper sichtbare Veränderungen auf. An einigen der Grana bilden sich haubenförmige Strukturen aus, die etwas heller als die Grana, aber dunkler als das Stroma gefärbt sind (Abb. 8, e). Diese scheinen durch Ausfließen einer Substanz, die vorher in den Grana gebunden war, entstanden zu sein (Abb. 8, $f_{1, 2}$); denn gegen das Stroma hin ist ihre Abgrenzung recht scharf und wenn sich die Grana und das Stroma bei Vergrößerung der Vakuolen gegeneinander verschieben, bleiben sie an den Grana haften. Im weiteren Verlauf der Entwicklung (die Plastiden sind nunmehr 8 µ groß) gehen aus diesen haubenförmigen Gebilden etwa 1,5 µ lange hell-lichtbrechende Tröpfchen hervor (Abb. 8, h), die zunächst um die ganze Vakuole herum im Stroma verteilt sind (Abb. 8,i). Diese Tröpfchen enthalten Lipoide, was durch Anfärben mit Nilblausulfat belegt werden konnte. Im Verlauf der Tröpfchenbildung werden die Grana sichtbar heller. Die Tröpfchen werden immer mehr auf die Seite der Plastide verlagert, welche der Zellwand am nächsten liegt (Abb. 8, j).

Bis zu diesem Stadium waren Plastiden mit 2 Vakuolen keine Seltenheit (Abb. 8, k; Taf. 3, g). Bei der nun folgenden starken Vergrößerung der Vakuolen, zuerst auf einen Durchmesser von 10 µ, dann auf 12,5 µ scheinen sich diese stets zu vereinigen. Jedenfalls sind Formen mit 2 Vakuolen später nicht mehr zu finden. Das Stroma mit den lipoidhaltigen Tröpfchen wird dann weiterhin völlig auf eine Seite der Vakuole gedrängt (Abb. 8, l, m). Dabei können sich die Lipoide auch zu einem größeren Tropfen vereinigen (Taf. 3, h). Die Grana sind, wenn auch etwas kontrastarm, so doch deutlich, auch in den am stärksten vakuolisierten Plastiden noch sichtbar (Abb. 8, n, o). Die

Vergrößerung der Vakuolen (Taf. 3, i) und die damit verbundene Verlagerung und Desorganisation der Plastidenstrukturen sind sicher keine gesteuerte Entwicklung mehr. Sie führen früher oder später zum Zerplatzen der Plastiden (Abb. 8, p). Auch in den zerplatzten Chloroplasten sind anfangs Grana und lipoidhaltige Strukturen noch deutlich unterscheidbar (Taf. 4, a). Abb. 9, a, stellt eine Zelle aus der rein weißen spitzennahen Zone eines 7 cm langen Blattes dar. Erst dort zerfallen die letzten Plastiden. Ihre Reste werden schließlich über die ganze Zelle verteilt.

Die Ausbleichung schreitet an den kurzen und schmalen Blättern der Winterrosette meist langsam von der Blattspitze zur Blattbasis fort. Dabei durchlaufen die Plastiden die vorher erwähnten Zerfallstufen. Etwa Mitte März erfolgt der Übergang zur großblättrigeren Sommerrosette. Fällt die Entwicklung eines Blattes teilweise in die Winter- und die Sommerperiode, so erhält es mehr oder weniger stark das in Abb. 9, c, dargestellte Aussehen. Der im Winter (ab November) angelegte schmale Bereich an der Blattspitze ist ausgeblichen; seine Chloroplasten sind bereits vakuolisiert und z.T. zerfallen. Die im Frühjahr (März) gebildete Zone ist breiter und deutlich dunkler grün gefärbt. Diese ziemlich kräftige Grünfärbung läßt dann basalwärts langsam nach, und bleibt auf einem hellen Grün stehen. Hellgrün sind die Blätter auch während der Sommermonate, wenn sie im schattierten Gewächshaus stehen oder wenn längere Schlechtwetterperioden die Beleuchtungsintensität stark herabsetzen. Wird die Pflanze größerer Lichteinstrahlung ausgesetzt, wobei bereits die Lichtstärke in einem unschattierten Gewächshaus genügt, so beginnt von der Blattspitze her die Degeneration der Chloroplasten. Das damit verbundene Ausbleichen erfolgt aber nicht gleichmäßig. In der Regel bleiben zwischen der feinverästelten Blattnervatur grüne Inseln stehen. Diese sind an der Blattbasis in der Gegend des Hauptnervs ziemlich groß und sehr dicht gelagert.

Gegen die Spitze zu besonders bei längeren Blättern werden sie stetig kleiner und rücken weiter auseinander, am Blattrand fehlen sie meist ganz (Abb. 9, b). Führt man durch ein solches Blatt Flächenschnitte in verschiedener Tiefe, so zeigt sich, daß diese grünen Stellen sowohl im Palisaden- (Taf. 4, b), als auch im Schwammparenchym (Taf. 4, c) vorkommen. Sie werden von verschieden vielen Zellen gebildet, die alle mehr oder weniger normale, grüne Chloroplasten enthalten. Allerdings scheinen in diesen kaum mehr als 2o Grana zu entstehen.

Die grünen Inseln sind von farblosen Zellen umgeben, deren Chloroplasten schon weitgehend zerfallen sind. Abb. 9, d, zeigt den Übergang von der Randzelle einer grünen Insel zu einer hellen Zelle der Leitbündelscheide. An der Blattbasis, wo die Inseln bis zu 2 mm im Durchmesser erreichen, sind die Plastiden in den helleren Zwischenzonen nicht so stark degeneriert und erscheinen noch grünlich.

Wenn die Zerstörung der Chloroplasten in den Zellen zwischen den Inseln schon ziemlich weit fortgeschritten ist, dann beginnen auch die grünen Chloroplasten am Rande der grünen Zellgruppen zu degenerieren. Dadurch werden die grünen Zonen stetig kleiner. Der Plastidenzerfall am Rande der grünen Gewebekomplexe geht in derselben Weise vor sich, wie es oben geschildert wurde. Die Chloroplasten werden hell, ihre Grana sind deutlich sichtbar, es treten Vakuolen auf und zugleich wird lipoidhaltige Substanz aus den nunmehr verblassenden Grana frei (Taf. 4, d). Sodann bilden sich Lipoidtröpfchen (Abb. 9, e,f) und die Vakuolen wachsen, bis der ganze Farbstoffträger zerplatzt. Der einzige Unterschied zu den eingangs geschilderten Degenerationsvorgängen vesteht darin, daß hier die Chloroplasten mehr als 15, nämlich bis zu etwa 2o Grana ausbilden können. Daß nicht alle Chloroplasten einer Zelle gleichzeitig Vakuolen bilden, zeigt Taf. 4,e, auf der ein ziemlich stark vakuolisierter Chloroplast neben einem ganz normalen in derselben Zelle zu sehen ist. Im Schwammparenchym

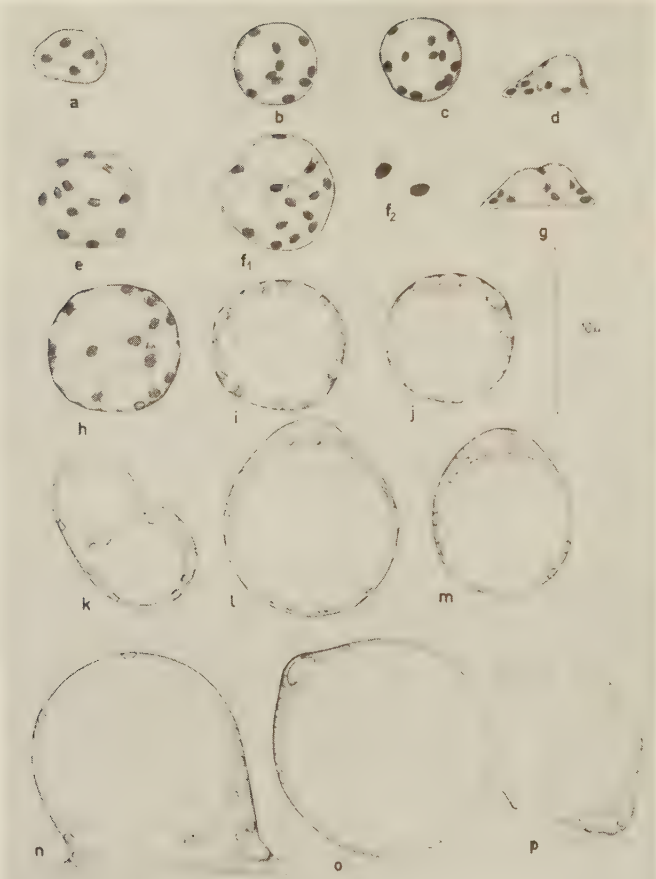


Abb.8.

Pingens.rubens mit biennis-Plastiden. a-p Plastiden-degeneration.

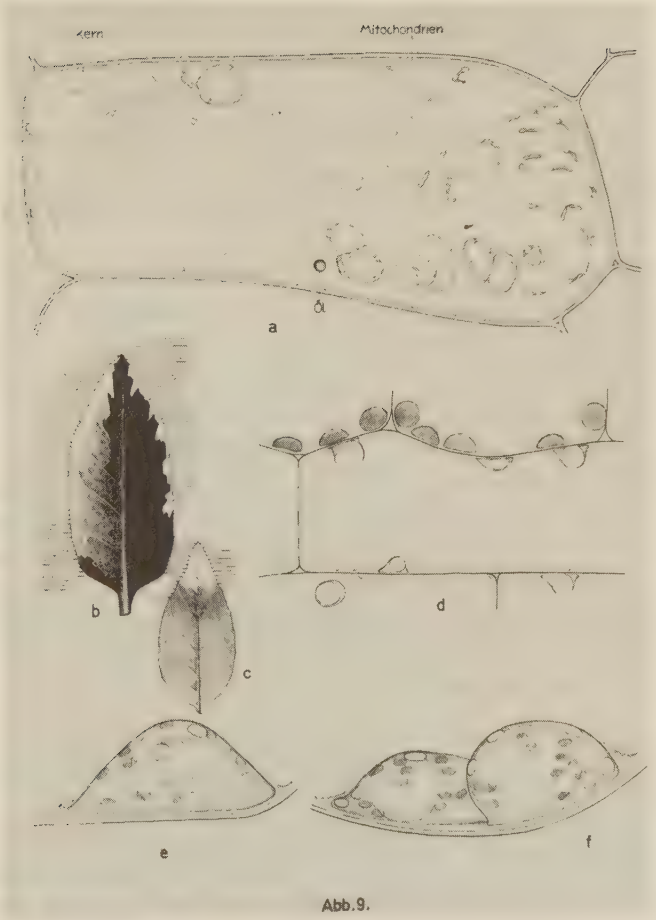


Abb.9.

Pingens.rubens mit biennis-Plastiden. a Plastidenreste in einer Zelle; b gescheckes Blatt mit stärkerer Grünfärbung auch im ausbleichenden Teil (linke Hälfte); c Blatt während des Überganges von der Winter- zur Sommerrosette; d Übergang von noch grünen Zellen zu bereits ausgeblichenen einer Leitbündelscheide; e,f degenerierende Chloroplasten am Rande grüner Inseln.

spielen sich diese Vorgänge in der nämlichen Weise ab. Tafel 4,c zeigt in der Mitte eine grüne Insel mit normalen Chloroplasten. Diese Plastiden werden später vakuolisiert (Taf. 4,f), und schließlich liegen, nachdem die Vakuolen zerplatzt sind, die Plastidenreste mehr oder weniger aus ihrer ursprünglichen Lage verschoben nebeneinander.

5.) Oe. flexirubata mit atrovirens-Plastiden x biennis Mü.

Bei dieser Kreuzung entsteht wieder eine flexirubata (flectens. rubens). Dieser Bastard enthält statt des pingens-Komplexes von Oe. atrovirens (= pingens.flectens), wie es bei dem in Kapitel 4 beschriebenen Bastard (pingens.rubens) der Fall war, deren flectens-Anteil. Die vom Vater eingebrachten biennis-Plastiden bleichen auch unter diesem Genom aus. Der Austausch des pingens-Komplexes gegen flectens zeigt sich aber schon in der äußeren Erscheinung, denn die blassen Zonen bleiben konstant hell und lassen zu keiner Jahreszeit, im Gegensatz zu pingens.rubens, eine Grünfärbung erkennen. Geringere Farbunterschiede zeigen sich nur an kleinen, bis zu 1 cm langen Blättern. Diese sind an der Basis fast weiß, während sie nach der Spitze zu gelblich gefärbt erscheinen.

Im mikroskopischen Bild zeigen sich dabei in den Plastiden folgende Veränderungen: Die weißliche Basis eines 1 cm langen Blättchens, enthält in Aufsicht rundliche Plastiden mit einem Durchmesser von 3 µ. Diese sind nur schwer zu erkennen, denn ihr Stroma ist im Farbton ganz dem Plasma gleich. Auch die Plastidenmembran und die Grana, von denen ziemlich konstant jeweils 5 vorkommen, sind nur geringfügig dunkler gefärbt (Taf. 5,a). Eines der Grana fällt meistens durch seine Größe von o,5 µ auf, während die anderen nur o,3 µ groß sind (Abb. 1o,a). Bei dem ersten dürfte es sich um den noch nicht ganz in der Granabildung aufgegangenen Zentralkörper handeln. Die Höhe der Plastiden im Profil beträgt 1,5 µ (Abb. 1o, b).

5 mm von der Blattbasis entfernt erscheinen die Plastiden in Aufsicht als runde Körperchen mit demselben Durchmesser von 3 µ und einer Höhe von 1,2 µ (Taf. 5,b). Ihr Stroma ist ebenso schwach gefärbt, wie in der vorher geschilderten Zone. Die Grana, vor allem das o,5 µ große, sind jedoch kontrastreicher geworden und gut sichtbar (Abb. 1o, c,d). Wird eine Zelle in dieser Zone verletzt, so zerfallen in wenigen Minuten die Plastiden in ihre Grana, während das Stroma vom Plasma nicht mehr abzugrenzen ist.

In der Mitte eines 1,7 cm langen, gelblich getönten Blattes sind die anschliessenden Entwicklungsstadien der Plastiden vorhanden. Diese sind häufig länglich oval geformt und bis 4 µ groß. Die begrenzende Membran ist an den meisten Stellen nicht mehr erkennbar. Dagegen sind die Grana sehr gut sichtbar (Taf. 5,c). Nicht selten haftet ihnen seitlich ein heller lichtbrechender, nicht scharf umrissener Körper an, der gleitend in das Stroma übergeht. Es wäre denkbar, daß es sich hierbei um die kompakteren Teile des Stromas, wie z.B. die Stromalamellen, handelt. Manchmal sind die Grana auch durch eine solche stärker lichtbrechende Substanz untereinander verbunden.

Liegen in dem geschilderten Stadium die zu einer Plastide gehörigen Grana noch in ihrer ursprünglichen Lage beisammen (Abb. 1o, e,f), so ist dies in älteren Zellen gelb gefärbter Blätter nicht mehr der Fall. Hier werden im Cytoplasma durch die Plasmaströmung neben den Jungplastiden die einzelnen Grana aufgelöster Plastiden umherbewegt (Abb. 1o, g; Taf. 5,d). Die Unterscheidung beider Gebilde ist sehr schwierig. Am eindeutigsten sind noch die hantelförmigen Teilungsstadien der Jungplastiden auf Grund ihrer verschiedenen Gestalt von den mit einem Stromarest umgebenen Grana abzutrennen. Sonst bietet oft nur die schärfere Begrenzung der Jungplastiden gegen das Plasma ein Unterscheidungsmerkmal. Bemerkenswert erscheint die Tatsache, daß, wie die Anfärbung mit Rhodamin B beweist, die lipophilen Plastidenbestandteile in den Grana bleiben

Abb.10.

Flectens.rubens mit biennis-Plastiden. a-g Plastiden-degeneration in der blassen Zone albotunicater Blätter; h-l an albonucleaten Blättern.

und nicht in Form von Tröpfchen ausgeschieden werden, wie das bei der pingens.rubens-Form der Fall war,

Die bisher dargestellten verschiedenen Stadien der Plastidendegeneration wurden an Blättern, die nur die blasse Plastidensorte besaßen, oder an periklinalchimärisch gebauten, bei denen die Zellen mit den blassen biennis-Plastiden die Außenhülle bildeten, untersucht. Bei invers gebauten Formen, bei denen die ausbleichenden biennis-Plastiden allseitig von grünem Gewebe (atrovirens-Plastiden) umgeben sind, erfolgt die Degeneration in etwas anderer Weise (Abb. 1o, h-l):

Die zunächst 3 µ großen, hellen Plastiden wachsen zu 8-granulären runden Körpern von höchstens 5 µ Durchmesser heran (Abb. 1o, i,j) Wie im Normalfall (s.oben) werden dabei die o,5 bzw. o,3 µ großen Grana anfänglich zunehmend kontrastreicher. Später bilden sich aber im Gegensatz zur gewöhnlichen Entwicklung Vakuolen aus (Taf. 5,e). Diese sind jedoch vom Stroma der Plastiden nicht mit einer so scharfen Kontur abgegrenzt, wie dies z.B. bei den pingens.rubens-Bastarden der Fall war (Abb. 1o, k). Die Vakuole erscheint hier jeweils als hellere, unstrukturierte, kugelig aufgequollene Stelle im Inneren der Plastide, durch die der Plastidenumfang nicht erhöht wird. Die Vakuolen entleeren sich in der Folge nach außen und im Anschluß daran zerfällt das Stroma (Abb. 1o, l). Die Zellen älterer Gewebe enthalten dann dieselben Plastidenreste, wie sie oben beschrieben wurden und wie sie in Abb. 1o,g dargestellt sind.

c.) Oe. pictirubata mit biennis-Plastiden × atrovirens.

Der bei dieser Kreuzung entstehende Bastard entspricht einer atrovirens (pingens.flectens) mit biennis-Plastiden. Die mit biennis-Plastiden besetzten Blätter sind allgemein hell gelblich gefärbt. Auch während des Übergangs von der Winter- zur Sommerrosette konnte keine Ergrünung beobachtet werden. Nur an der Basis von kleinen, erst wenige Millimeter langen Blätt-

chen findet man ganz hell-weißliches Gewebe. Es war zu erwarten, daß sich dort noch undifferenzierte Plastiden befinden, die noch kaum Farbstoffe gebildet haben.

Ein Längsschnitt durch ein 2 mm langes Blättchen zeigt in der basalen Region rundliche Jungplastiden von 2 µ Durchmesser, wäche einen o,7 µ großen Zentralkörper enthalten (Abb. 11, a). In den folgenden, von der Basis weiter entfernten Zellen, die bereits in dem gelblichen Bereich liegen, haben sich die Plastiden ein wenig weiter entwickelt. Sie sind rundlich, haben einen Durchmesser von 3 µ und eine Höhe von etwa 1,5 µ (Abb. 11, b,c,d). Sie werden von einer ziemlich deutlichen Plastidenmembran begrenzt und enthalten in ihrem Inneren meist 3 oder 4, nie mehr als 5, etwa o,3 µ große Grana. Regelmäßig ist dazu noch ein o,5 µ großes Körperchen, das sich durch Größe und dunklere Färbung fast immer deutlich von den Grana unterscheidet, vorhanden. Dieses Körperchen ist hier mit Sicherheit mit dem Rest des Zentralkörpers und dem in Kapitel 5 (Oe. flexirubata mit atrovirens-Plastiden × biennis Mü.) erwähnten o,5 µ großen Körper identisch. Dies alles entspricht noch den Verhältnissen bei normalen Plastiden, wie sie in Kapitel 1 für die suaveolens St. beschrieben worden sind. Es fällt nur auf, daß das Stroma insgesamt sehr hell bleibt.

An der Spitze des 2 mm langen Blättchens, oder in 2 Millimeter Entfernung von der Basis eines 7 mm langen Blattes sind überraschenderweise ebenfalls nur etwa 3 µ große, rundliche Plastiden vorhanden. Ihre Umrisse erscheinen jedoch nicht mehr so scharf. Im Profil kann man eine leichte Abflachung feststellen. Die Grana sind an Größe und Zahl gleich geblieben und auch der Zentralkörper hat sich nicht verändert. Beide treten jedoch in dem hellen Stroma wesentlich deutlicher hervor (Abb. 11, e,f).

Bei weiterer Annäherung an die Blattspitze flachen sich die Plastiden noch mehr ab und werden zu tröpfchenförmigen oder dreieckigen Gebilden, welche nur noch ganz zarte, kaum sicht-

bare Membranen besitzen (Abb. 11,g). Am Zentralkörper, vereinzelt auch an den Grana, haften manchmal heller lichtbrechende, kompaktere Strukturen, welche, da sie in seltenen Fällen auch die Grana untereinander zu verbinden scheinen, vielleicht Reste von Stromalamellen sind. Grana und Zentralkörper sind sehr deutlich sichtbar. Dagegen scheint sich das Stroma, dessen Grenzmembran zunehmend zarter geworden ist, immer mehr aufzulösen und in das Zellplasma überzugehen. Nach und nach werden die Grana und der Zentralkörper, z.T. noch mit Stromaresten verbunden, frei und verlieren ihren Zusammenhang. Die dabei entstehenden Körperchen enthalten, wie die Behandlung mit Rhodamin-B zeigt, immer noch Lipoide. Diese Entwicklungsvorgänge entsprechen völlig den in Kapitel 5 besprochenen. Dort befanden sich dieselben biennis-Plastiden unter dem Genom flectens.rubens.

Wie schon bei flectens.rubens, wurde auch bei dem Bastard pingens.flectens das Verhalten der biennis-Plastiden untersucht, wenn diese von grünem Gewebe (atrovirens-Plastiden) überlagert waren. Es wurden dazu durch das in der Abb. 11, i, dargestellte 10 mm lange Blatt Querschnitte in den dort angegebenen Zonen gelegt. Dabei zeigte es sich, daß die Plastiden an der Blattbasis 3 µ groß sind (Abb. 11,j) und in ihrer Struktur denen der Abb. 11,b, völlig entsprechen. Weiter nach der Spitze zu beginnt in manchen Fällen das Plastidenstroma zu zerfließen und in der üblichen Weise zu zerfallen (Abb. 11, k,l). Hin und wieder treten aber auch vakuolenartige Vorwölbungen auf (Abb. 11,m). Die Granazahl (höchstens 6) steigt nicht auf die im Vergleichsfalle bei flectens.rubens erreichten Werte (8) an. In den noch näher an der Blattspitze gelegenen Geweben sind die Vakuolen bereits entleert und das Stroma ist kaum mehr sichtbar (Abb. 11,n). Es stimmt also auch das Verhalten der durch darüberliegendes grünes Gewebe geschützten biennis-Plastiden in beiden Bastarden (pingens.flectens und flectens.rubens) im wesentlichen überein. Die geringeren Unterschiede in der Granazahl könnten auf das verschiedene Lebensalter der Pflanzen zurückgehen.

Abb.11.

Oe.atrovirens (= pingens.flectens) mit biennis-Plastiden. a-g Plastidendegeneration in der blassen Zone albotunicater Blätter; j-n an albonucleaten Blättern (i).

7.) Oe. silesiaca (subpingens.subcurvans) mit biennis-Plastiden.

Die mit biennis-Plastiden besetzten Blatteile zeigen durchwegs eine hellgelbe Farbe. Diese geht nur an der Basis von wenigen Millimeter langen Blättern in weißlich-gelbe Farbtöne über. Ein zeitweiliges Ergrünen konnte nicht beobachtet werden.

Die Plastiden an der Basis eines 1 cm langen Blättchens sind in Aufsicht rundlich und haben Durchmesser von etwa 3 µ. Im Profil sind sie auf ihrer der Zellwand zugekehrten Seite abgeflacht und werden dabei 1,5 µ hoch. Ihr helles Stroma ist durch eine Membran deutlich vom Zellplasma getrennt. Sie enthalten 4 sehr helle und daher kaum sichtbare, etwa o,3 µ große Grana. Hinzu kommt noch ein deutlich erkennbarer o,4 bis o,5 µ großer Körper, der wie schon in Kapitel 5 und 6 beschrieben, sicher mit dem Zentralkörper identisch ist (Abb. 12,a). Plastiden dieser Entwicklungsstufe entsprechen in Größe und Struktur etwa dem normalen Standardtyp.

Die anschliessenden Entwicklungsstufen sind an der Spitze dieses Blattes, oder 1o mm von der Basis eines 18 mm langen Blättchens entfernt zu finden. Die Plastiden beginnen sich dort auf ungefähr 1 µ abzuflachen, ohne dabei ihre Flächenausdehnung zu vergrößern. Die Membran der Plastiden wird jedoch undeutlich und ihre Abgrenzung infolgedessen unscharf. Die Grana und besonders der Zentralkörper werden dagegen kontrastreicher (Abb. 12,b). Diese Veränderungen werden nach wenigen Zellreihen noch typischer. Die Plastidenumrisse beginnen sich vollständig aufzulösen und das helle Stroma scheint in das optisch gleichartige Cytoplasma überzugehen (Abb. 12,c). Die Grana und der infolge seiner Lichtbrechung jetzt einem Lipoidtröpfchen ähnelnde Zentralkörper verlieren ihren Zusammenhang und werden in den anschliessenden gelben Geweben größerer Blätter durch die Plasmaströmung über die Zelle verteilt (Abb. 12,d).

Abb.12.

Oe. silesiaca (= subpingens.subcurvans) mit biennis-Plastiden. a-d Plastidendegeneration in äußeren Zellschichten, a,e-g in inneren, lichtgeschützteren Zellen.

In derselben Blattzone sind neben den oben beschriebenen Plastiden auch solche mit beginnender Vakuolisierung zu finden. Die verschiedenen Typen kommen dabei jeweils in getrennten Zellen vor. Zellen mit vakuolisierten Plastiden sind besonders unter schützendem grünen Gewebe, wie in Kapitel 5 und 6 erwähnt, oder auch sonst in tieferen Zellschichten des Blattes zu finden.

Die vakuolisierten Plastiden haben in der genannten Zone einen Durchmesser von 3 µ und sind von einer deutlichen Membran begrenzt (Abb. 12,e). Außer einer bis zu 1 µ großen Vakuole liegen im Stroma etwa 5 nicht sehr scharf hervortretende, aber doch gut erkennbare Grana. Hinzu kommt wieder der etwas größere, sehr deutlich hervortretende Rest des Zentralkörpers.

Weiter gegen die Blattspitze zu vergrößern sich die Vakuolen so stark, daß sie fast die ganzen inzwischen auf 4 µ herangewachsenen Plastiden ausfüllen (Abb. 12,f). Ein weiteres Anschwellen der Vakuolen wurde nicht beobachtet, sondern es kommt dann, wohl infolge der geringen Elastizität der Plastidenmembran zu ihrer baldigen Entleerung. Hierbei bleibt ein Restkörper zurück, der aus Plastidenmembran, Stroma, Zentralkörper und einigen Grana besteht (Abb. 12,g). Die Membran und das Stroma werden auch in diesem Falle aufgelöst und wenn dies geschehen ist, werden Grana und Zentralkörper im Cytoplasma verteilt. Diese Auflösung tritt bei den vakuolisierten Plastiden später ein, als bei denen, die ohne Vakuolen degenerieren. Dadurch wird es verständlich, daß in einer bestimmten Zone nahe der Blattspitze nur noch vakuolisierte Formen anzutreffen sind.

Diskussion:
Bei den in Kapitel 4-7 beschriebenen Pflanzen befindet sich dasselbe Plastom unter verschiedenen Genom-Kombinationen. Alle 4 Bastarde besitzen biennis-Plastiden (Plastom II). Die Genomkombination pingens.rubens besteht aus zwei

B-Komplexen, die übrigen Verbindungen sind aus je einem B- und C-Komplex zusammengesetzt. (Bezeichnung der Plastome und Genome nach W.STUBBE 1959).

Die biennis-Plastiden des pingens.rubens-Bastardes degenerieren unter Vakuolisierung. Ihr Zerfall tritt dabei sehr spät, nämlich erst an den Spitzen älterer Blätter ein. Die Plastiden können sich also ziemlich lange normal entwickeln. Sie bilden dabei ein offensichtlich funktionsfähiges Granasystem aus, das im Höchstfall aus 2o Grana besteht. Da aus dem Zentralkörper primär nur bis zu 9 Grana hervorgehen (vgl. Kap.1), so muß es sogar noch zu Teilungen der Grana selbst kommen. Der Degenerationsbeginn zeigt sich am deutlichsten durch eine plötzlich auftretende Vakuolisierung im Stroma, vielleicht auch in den Stromalamellen; beide sind lichtmikroskopisch gewöhnlich nicht zu unterscheiden. Zugleich werden aus den Grana Lipoide in das Stroma hinein abgestoßen. Diese sammeln sich in Tröpfchen nahe der Plastidenmembran, welche sehr dehnungsfähig zu sein scheint, da sie dem sehr raschen Heranwachsen der bis zu 12,5 µ groß werdenden Vakuolen ohne weiteres zu folgen vermag.

Da sich der Beginn der Degeneration zunächst im Stroma erkennen läßt, so scheint dieses von der Störung zuerst betroffen zu werden. Diese Störung muß auf einer Disharmonie des Plastoms II mit den B-Komplexen beruhen, die sich allerdings erst dann auswirkt, wenn 2 von ihnen vorhanden sind; denn Oe. biennis selbst ist ja als ABII-Kombination (albicans. rubens) ohne weiteres fähig, normale Chloroplasten zu bilden.

Völlig anders verläuft die Entwicklung der biennis-Plastiden, wenn der A-Komplex (albicans) der normalen Oe. biennis durch einen C-Komplex ersetzt wird, wie dies bei dem in Kap. 5 geschilderten Bastard durch flectens aus Oe. atrovirens (auf einem Umweg) geschehen ist. Die Degeneration ist dann weitaus

stärker ausgeprägt. Die strukturelle Ausdifferenzierung der Plastiden ist so stark gestört, daß sie nur unter besonders günstigen Umständen (unter dem Schutz und vielleicht dem Einfluß (vgl. W.STUBBE 1958) grünen Gewebes) ihre 8 primären Grana aus dem Zentralkörper bilden können. Ohne diesen Schutz können meist nur 4 Grana entstehen, und der restliche Zentralkörper bleibt als größeres Körperchen unverbraucht zurück. Das könnte darauf hindeuten, daß unter dem Genom BC die Lamellensubstanz der biennis-Plastiden, die zum Aufbau eines Granasystems erforderlich ist, viel frühzeitiger zu degenerieren beginnt als unter BB, und deshalb bereits eine Aufteilung des Zentralkörpers unmöglich wird. Die in diesen Plastiden nur in sehr geringer Menge vorhandenen Lipoide sammeln sich in den Grana und besonders im Zentralkörper an, ohne ins Stroma auszutreten. Die Plastidenmembran ist anscheinend sehr schwach entwickelt, da sie sehr bald (noch im basalen Bereich weniger Millimeter langer Blättchen) aufgehellt und schließlich völlig unsichtbar wird. Sie dürfte sich, ebenso wie im Anschluß daran das Stroma, im Cytoplasma auflösen, denn es werden bei diesem Vorgang die Grana und der Zentralkörper voneinander unabhängig und somit plasmafrei beweglich. Bemerkenswert ist, daß erst von diesem Zeitpunkt starker Degeneration ab die eigentliche Gelbfärbung des Blattes einsetzt. Es müssen also die voneinander unabhängig gewordenen Grana und Reste der Zentralkörper weiterhin als Träger gelber Farbstoffe fungieren. Diese Pigmente werden anscheinend erst kurz vor dem völligen Verschwinden der Stromasubstanz aufgebaut. Grüngefärbte, also chlorophyllhaltige Strukturen wurden im Lichtmikroskop nicht sichtbar.

Wird das biennis-Plastom (II) unter die BC-Genomkombination pingens.flectens (= Oe. atrovirens), also unter 2 Komplexe, von denen keiner in der normalen biennis vertreten war, gebracht, so unterscheidet sich die Plastidenentwicklung in keiner Weise von jener, die für den BC-II-Bastard flectens. rubens geschildert wurde. Auch die Kombination BC-II (sub-

pingens.subcurvans mit biennis-Plastiden) zeigt völlig gleichartige Reaktionen. Die Wirkung der C-Komplexe scheint also auf die biennis-Plastiden recht einheitlich zu sein und die Einführung eines C-Genoms bedingt in jedem Falle eine versärkte Störung der Entwicklung der biennis-Plastiden. Dies scheint sogar für die Kombination AC II zuzutreffen,für die W.STUBBE (1959) eine teilweise leichte Vergilbung der Blätter angibt. Ein A-Komplex vermag also wohl die Disharmonie zwischen einem solchen des Typs B und Plastom II vollständig auszugleichen (Oe. biennis, Oe. suaveolens), nicht aber in jedem Falle die Unverträglichkeit zwischen einem C-Komplex und Plastom II.

8.) Oe. pictirubata mit atrovirens-Plastiden x hookeri kleinblütig mit nach weiß mutierten biennis-Plastiden.

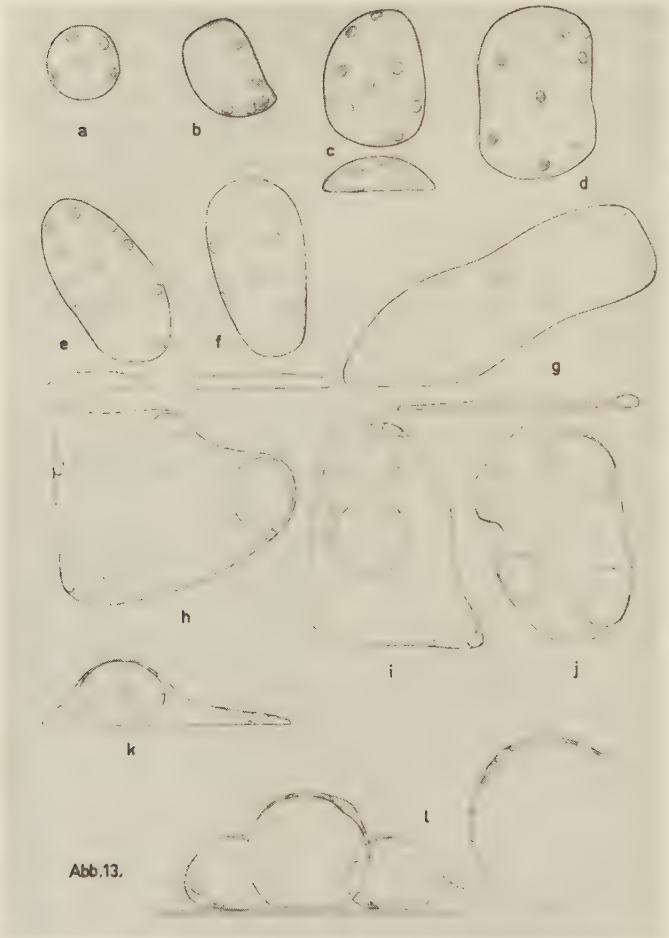
Dieser Bastard enthält von der Mutter her normal ergrünende atrovirens-Plastiden und vom Vater nach weiß mutierte biennis-Plastiden. Bei starker Lichtintensität bleichen die mit mutierten Plastiden besetzten Gewebe bis zu einem hellen cremefarbenen Gelbton aus. Bei schwacher Beleuchtung verstärkt sich die Färbung gleichmäßig zu einem kräftigeren Gelbgrün (vgl. SCHÖTZ, 1956). Die Lichtintensität hat also einen ziemlichen Einfluß auf die Ergrünung der mutierten Plastiden.

Die Plastidenentwicklung an Gewächshauspflanzen geht folgendermaßen vor sich: An der Basis eines 1,5 cm langen Blättchens befinden s ich etwa 3 µ große, rundliche Plastiden, die ihr primäres Granasystem noch nicht völlig ausgebildet haben und nur hellgrün schimmern. Sie beinhalten 4-5 Grana und einen, infolge seines größeren Durchmessers von diesen unterscheidbaren, Zentralkörper (Abb. 13, a,b). Die Plastidenmembran und das Stroma entsprechen, soweit im Lichtmikroskop erkennbar, dem Normalfall.

5 mm von der Basis dieses Blattes entfernt erscheinen die weiterhin rundlichen Plastiden grünlich gefärbt. Ihr Durchmesser beträgt bereits 5 µ und sie enthalten im Höchstfall 7 bis 8 Grana. Zugleich treten in diesem Stadium am Plastidenrand vereinzelt lipoidhaltige, zunächst wulstartig erscheinende Strukturen auf, die sich allmählich zu Tröpfchen verdichten (Abb. 13, c; Taf. 5, f). Während dieses Vorganges kommt es zu einer geringen Abflachung der Plastiden und es entstehen dabei in Aufsicht länglichere Formen (Abb. 13,d,e, f; Taf.5, g,h).

Im anschliessenden Entwicklungsstadium, das an älteren und größeren Blättern zu finden ist, flachen sich die hellgrünen Plastiden zu so dünnen häutigen Gebilden ab, daß im Profil die lipoidhaltigen Tröpfchen etwa doppelt so hoch erscheinen (o,7 µ) wie der Plastidendurchmesser (o,4 µ) (Abb. 13, g). Dabei können in Aufsicht völlig unregelmäßige, verschiedengestaltige Formen entstehen (Abb. 13, h,i,j; Taf. 5,i), die sich an Helligkeit kaum vom Zellplasma unterscheiden, und eine Länge von 12 µ erreichen. Teilungsstadien wurden an ihnen nicht beobachtet. Es kommen jedoch in Zellen dieser Zone, die unter Schwachlichtbedingung am stärksten ergrünen können, gelegentlich Plastiden vor, welche sich in normaler Weise teilen. Diese sind dann etwa 4 µ groß und entsprechen in Form und Struktur der Abb. 13,b. In sehr seltenen Fällen findet man sie zusammen mit den vorher erwähnten flächenförmig verbreiterten Formen in einer Zelle vereint (Taf. 6,a). Meistens sind aber beide Typen auf verschiedene Zellen verteilt. Die 4 µ großen Chloroplasten sind dabei gewöhnlich im Schwammparenchym zu finden. Hier liegen häufig Zellen mit stark abgeflachten Plastiden neben anderen mit kleinen, teilungsfähigen Chloroplasten, wie sie Taf. 6,b zeigt.

In größerer oder kleinerer Entfernung von der Blattbasis, abhängig von der Beleuchtungsstärke, geht die Laubfärbung allmählich von grün zu gelb über. In den zuletzt geschilderten



Pingens. ^{h}hookeri mit nach weiß mutierten biennis-Plastiden. a-l Plastidendegeneration.

vielgestaltigen, häutigen, mit wenigen Lipoidtröpfchen und höchstens 8 Grana versehenen Plastiden tritt beim Übergang zur gelben Zone Vakuolisierung ein. Zu Anfang entstehen meist sehr kleine Vakuolen, die in Ein- oder Mehrzahl sowohl am Rande (Abb. 13, h,j), als auch in der Mitte der Plastiden auftreten (Abb. 13, i,k). Mit dem zunehmendem Wachstum der Vakuolen werden die Plastiden wieder kugelförmig (Abb. 13,l). Die wenigen Lipoidtröpfchen fliessen dabei meist zu einem einzigen zusammen (Taf. 6,c). Hin und wieder ist daneben noch ein winziger Stromarest, einseitig am Vakuolenrand erkennbar. Grana, die in diesem Stromarest liegen, sind relativ deutlich sichtbar, während die restlichen, welche an der die Vakuole umspannenden Membran haften, geblieben sind, nur schlecht erkannt werden können. Die Vakuolen entleeren sich bald, ohne besonders stark anzuschwellen. Nach dem Zerplatzen der Plastide bleibt jeweils ein Restkörper, der aus Plastidenmembran, Stroma, Lipoidtröpfchen und den Grana besteht, übrig. Die lipoidhaltigen Körperchen und die Grana lösen sich nach und nach voneinander und werden, meist noch mit einem Rest der Membran verbunden, vom Cytoplasma in Bewegung gehalten.

9.) Oe. albicans.gaudens mit nach gelb mutierten suaveolens-Plastiden.

Dieser Typ von mutierten Plastiden verursacht eine ganz andere Blattfärbung, als sie bei den bis jetzt besprochenen Formen vorhanden war. Blich dort die Blattfarbe fast allgemein von grün über gelb bis nach mehr oder weniger weiß aus, so werden hier Zellgruppen und Blattzonen gebildet, die ziemlich dunkel gelbgrün gefärbt sind. Nur an der Basis weniger Millimeter großer Blättchen ist diese Färbung etwas heller und an den großen im Sommer gebildeten Blättern weicht sie bei intensiverer Belichtung nach einem kräftigen, etwas grünstichigen Gelb ab. Diese mutierten Plastiden müssen also bis zu einem relativ hohen Maße Pigmente aufbauen können. Im Licht-Mikroskop lassen sich folgende Entwicklungsvorgänge beobachten:

In der basalen Hälfte eines 5 mm langen Blättchens treten zwischen etwa noch vorhandenen normalen und mutierten Plastiden keine Unterschiede auf. Beide Typen sind rundlich mit einem Durchmesser von 3 bis 4µ. Die Plastidenmembran ist deutlich sichtbar und es sind meist 8 Grana vorhanden (Abb. 14,a). Die Färbung ist ein ganz helles Grün. Die Vermehrung der Grana auf 12, wobei dar Plastidendurchmesser von 4 µ unverändert bleibt, bringt ebenfalls noch keinen Unterschied zum Normaltyp (Abb. 14, b,c). In diesem Stadium erfolgen zahlreiche Teilungen.

Während sich, 7 mm von der Basis eines 2 cm langen Blattes entfernt, nun die normalen Plastiden rasch zu 6 µ großen multigranulären Chloroplasten entwickeln und dann schnell weiter vergrößern, geht die Differenzierung bei den mutierten suaveolens-Plastiden andere Wege. Sie werden zunächst nur 5 µ groß und besitzen runde bis längliche Gestalt. Ihre Membran ist deutlich zu erkennen und in ihrem hellen, leicht grünlich gefärbten Stroma treten 15-2o Grana sehr deutlich hervor (Taf. 6,d). An manchen Grana werden nun zunächst vereinzelt, dann immer häufiger, stark lichtbrechende Strukturen sichtbar (Abb. 14,d,e), die an den Grana mit scharfer Grenze ansetzten, aber gleitend und ohne scharfe Begrenzung in das Stroma übergehen. Dabei nähern sich nicht selten zwei Grana einander, wobei sich die erwähnten Strukturen berühren (Taf. 6,e). Vermutlich handelt es sich bei diesen Strukturen um eine Vergröberung der Lamellarsysteme, welche sich hier von anderen Stromabestandteilen abtrennen (vgl.W.STUBBE und v.WETTSTEIN 1955). Damit dürfte auch die stärkere Aufhellung des Reststromas zusammenhängen (Abb. 14 f). Von diesen Vorgängen bleibt die Plastidenmembran, welche das helle Stroma deutlich begrenzt, unberührt.

Die Plastiden aller typisch dunkelgelbgrün gefärbten Blattteile entsprechen dem beschriebenen Typ. In älteren Blättern beginnen sich diese Plastiden in folgender Weise zu verändern:

Das Stroma erreicht die Helligkeit des umgebenden Cytoplasmas. Die Zellmembran ist jedoch weiterhin deutlich unterscheidbar. Diejenigen Grana, welche sich nicht unmittelbar an der Plastidenmembran befinden, werden zusammen mit den erwähnten anhängenden Strukturen immer mehr auf eine Seite der Plastide verlagert (Abb. 14, g,h,i). Die andere Seite erscheint gallertartig hyalin und nur geringfügig dunkler getönt als das Cytoplasma (Taf. 6,f,g). Es scheint sich wohl um eine Entmischung von lipoidhaltigen und hydrophilen Plastidenbestandteilen zu handeln. Die bei Profilansicht erkennbare Höhe der Plastiden von 1,5-2 µ ändert sich bei diesem Vorgang nicht (Abb. 14,i).

In den anschliessenden älteren Zonen der Blätter entstehen innerhalb des gallertigen Plastidenanteils ein oder zwei etwa 1,5 µ große Vakuolen. Tafel 6,g zeigt ein solches Stadium. Der Beginn der Vakuolisierung (Abb. 14,j,k,l) ist nur in einer sehr kurzen Übergangszone zu beobachten. Die mutierten suaveolens-Plastiden haben dabei einen Durchmesser von 7 µ erreicht; normale, grüne Plastiden in derselben Blattregion, etwa bei einer Sektorialchimäre, sind ungefähr lo µ groß (Taf.6,h). In den folgenden grünstichig-gelben Blattarealen haben sich die Vakuolen so stark entwickelt, daß das erwähnte Konglomerat aus Grana und etwaigen Lamellenanteilen des Stromas ihnen seitlich ansitzt. Das Ganze ähnelt im optischen Schnitt einem Henkelkörbchen (Abb. 14,m). Auch die Grana, die einzeln zwischen Vakuole und Plastidenmembran liegen, sind deutlich sichtbar (Taf.6,i). Von Lipoidtröpfchen ist hier im Gegensatz zu den in Kapitel 4 erwähnten Vorgängen nichts zu sehen.

Diese vakuolisierten Formen erreichen schließlich Durchmesser von 9-11 µ. Ist in den Vakuolen ein gewisser Überdruck erreicht, so zerplatzen die Plastiden. Je nach der Lage des Grana-Lamellenkonglomerates kann dieses dabei im Cytoplasma verbleiben (Abb. 14,n; Taf. 7,a) oder, vielleicht auch abhängig vom erreichten Druck, in die Vakuole der Zelle einge-

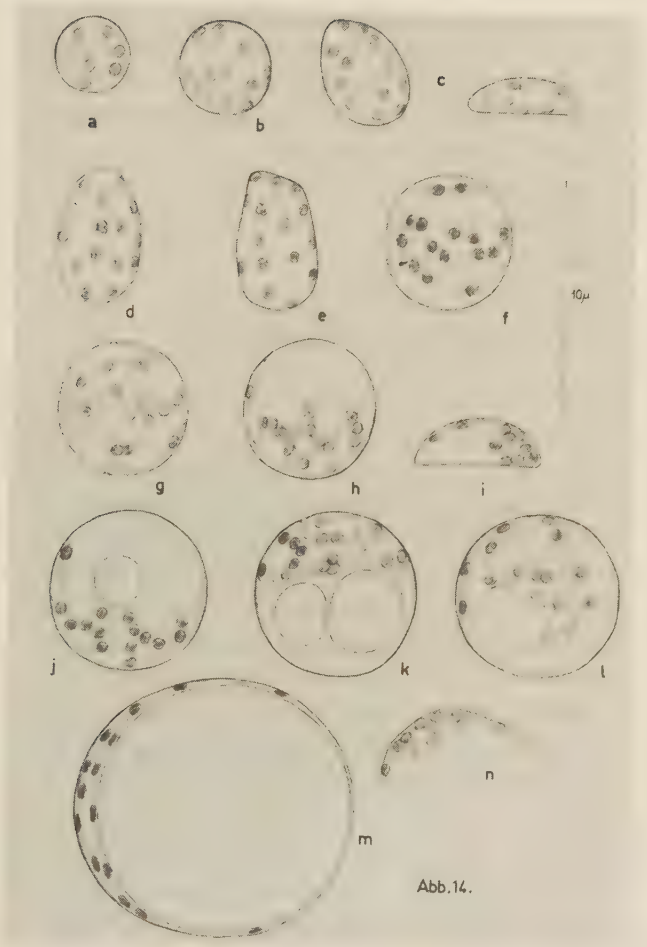
bracht werden. Tafel 7,b zeigt eine Zelle mit 2 stark vakuolisierten Plastiden, die mit ihren "Körbchen" aneinanderstoßen. In derselben Zelle sind aber schon einige Plastiden zerplatzt. Der Rest einer solchen ist in Tafel 7,c innerhalb der Zellvakuole zu erkennen. Die Grana, z.T. durch die Lamellensubstanz eng miteinander verbunden, sind gut zu beobachten und auch noch mit Rhodamin-B färbbar.

Diskussion.

Vergleicht man nun die im Kapitel 8 beschriebenen mutierten biennis-Plastiden mit den mutierten suaveolens-Plastiden des Kapitel 9, so ergeben sich zunächst folgende Gemeinsamkeiten: Die Plastidenentwicklung ist weitgehend normal, sowohl in Bezug auf äußere Form wie auf innere Struktur. Erst an bereits mehr oder weniger weit ausdifferenzierten Chloroplasten setzt ein Degenerationsvorgang ein.

Verschieden ist für die beiden Typen, an welchem Punkt der Plastidenausdifferenzierung die Störung der Entwicklung beginnt. Bei den mutierten biennis-Plastiden kann sich zwar der Zentralkörper in 8 Grana aufteilen, eine weitere Granavermehrung erscheint jedoch unmöglich. Die nun folgende Abflachung der Plastiden, verbunden mit dem Auftreten von Lipoidstrukturen, deutet darauf hin, daß es im Stroma zu einer Auflösung der formgebenden Strukturen kommt, daß also dort die Degeneration zuerst beginnt. Damit wird aber offenbar auch eine weitere Granateilung unmöglich gemacht. Die Plastidenmembran scheint recht stabil zu sein, da sie die bei der späteren Vakuolisierung bis zu 7 µ Durchmesser erreichende Vergrößerung der Plastiden ohne weiteres mitzumachen vermag.

Bei den mutierten suaveolens-Plastiden entstehen die Grana nicht nur aus dem Zentralkörper sondern auch durch sekundäre Teilungen (vgl. Kap.1). Erst bei den 5 µ großen Chloroplasten, welche bis zu 2o Grana enthalten können, setzt die Degeneration



Albicans.gaudens mit nach gelb mutierten suaveolens-Plastiden. a-n Plastidendegeneration.

ein. Sie beginnt hier ebenfalls im Stroma, wobei primär eine Trennung der lipoidhaltigen Substanzen von hydrophilen Bestandteilen und damit verbunden eine elektronenmikroskopisch beobachtete "Hofbildung" (W.STUBBE und v.WETTSTEIN 1955) vor sich geht. Die Plastidengröße verändert sich bei dieser Entmischung zunächst nur unwesentlich. Erst bei der nachfolgenden, in der hydrophilen Region vor sich gehenden Vakuolisierung kommt es auch hier zu einer Größenzunahme, die sich bis zum Zerplatzen steigert.

lo.) Oe. suaveolens Mutante "Weißherz".

Diese Mutante unterscheidet sich von der Standardart durch ein infolge Crossing-over homozygot gewordenes rezessives Gen (STUBBE 1953). Die Pflanzen sind in der ersten Zeit nach dem Pickieren völlig normal und grün. Kurz bevor die Rosette beginnt in den Blütensproß überzugehen und während der ersten Zeit des Schossens wachsen aber die zentralen Rosettenblätter nicht mehr grün, sondern gelblich-weiß nach; z.T. kommt es sogar zur Ausbleichung bereits vorhandener grüner Rosettenblätter. In fast allen Fällen werden bzw. bleiben jedoch die Blattspitzen grün. Auf diese Weise erhalten die Pflanzen ein gelbes Zentrum und W.STUBBE gab deshalb der Mutante den Namen "Weißherz". Erst nach einigen Wochen, wenn die Pflanzen bereits zum Blühen kommen, ergrünen die gelben Teile mehr oder weniger rasch. Schneidet man im Herbst, wenn die Pflanzen völlig grün sind, von einem Exemplar mehrere Triebe ab, so wachsen die wenigen restlichen Äste rasch und die neugebildeten Blätter sind ebenfalls wieder gelblich-weiß gefärbt. Nach dieser Beschreibung müssen bei der Mutante "Weißherz" 2 Vorgänge betrachtet werden :

1) Die Entwicklung der Plastiden in den erst während der Ausbleichungsperiode gebildeten, von Anfang an blassen Blättern oder Blatteilen und ihre Wiederergrünung.

2) Die Vorgänge in den erst sekundär ausbleichenden, vorher grünen Blätter.

Die Entwicklung der Plastiden während der Ausbleichungsphase wurde durch die Untersuchung der verschieden alten Zonen eines 12 mm langen "Weißherz"-Blattes aufgeklärt. Seine äußerste Spitze (etwa 1/5 des Blattes) war grün, während der basalwärts gelegene Hauptteil weißlich-gelb erschien. Bis zu einer Entfernung von 3 mm von der Ansatzstelle des Blattes (Abb. 15, Zone 1) entsprechen die Entwicklungsstadien denen in der Zone A von suaveolens St. (s.Kap.1). Die Plastiden sind also 1,o bisl,3 µ groß und enthalten wenigstens z.T. auch die etwa o,2 µ großen, mit Säurefuchsin stärker färbbaren Randstrukturen. In der Zone 2, die 3 mm von der Blattbasis entfernt beginnt, erhöht sich der Plastidendurchmesser auf 2 µ, und es kommt zur Ausbildung eines sehr kleinen, etwa o,4 µ großen Zentralkörpers (Abb. 16,a). Teilungsstadien kommen vor. Der dieser Zone 2 entsprechende Bezirk lag bei suaveolens St. als Zone B 1-2 mm von der Blattbasis entfernt, also um 1 mm näher am Blattgrund. Die Plastidenentwicklung scheint also langsamer als normal vor sich zu gehen. Außerdem unterscheidet die verschiedene Größe der Zentralkörper beide Plastidentypen im gleichen Entwicklungszustand voneinander. Die Plastiden wachsen in der Zone 3, die ungefähr 3,7 mm von der Blattbasis entfernt beginnt und bei 6 mm endet, bis auf 3 µ heran. Dabei herrschen in Aufsicht rundliche bis ovale Formen vor. Der Zentralkörper vergrößert sich dabei nicht. Dagegen entstehen am Plastidenrand carotinoidhaltige Lipoidbläschen von o,2 bis o,3 µ Durchmesser, die sich mit Jodjodkalium grün (Carotinoide) und mit Nilblausulfat rosa (Lipoide) färben. Sie entsprechen damit den von FREY-WYSSLING und KREUTZER (1957) in den Chromoplasten von Blütenblättern von Ranunculus repens beschriebenen "Globuli". Zwischen dem 6. und 9. mm von der Blattbasis entfernt tritt eine neue Zone 4 auf. Die Plastiden sind hier 5 µ lang und ihr Zentralkörper ist o,5 bis o,7 µ groß geworden (Abb. 16,b,c). Sie sind so stark abgeflacht, daß sie nur mehr ein flächiges Häutchen darstellen, das in Aufsicht die Umrißform eines Tropfens eines Segels oder eines einfach gelappten Sternes

annehmen kann. Vereinzelt sind am Rande dieser Gebilde 2-4 Grana neben den Carotinoidbläschen festzustellen. Beide lassen sich trotz ähnlicher Größe und Lichtbrechung voneinander unterscheiden. Die Grana färben sich nämlich bei der oben erwähnten Behandlung mit Jodjodkalium und Nilblausulfat kaum an. Vom 9. mm an, das ist in der grünen Zone 5, zeigen die Chloroplasten einen Durchmesser von 3 µ (Abb. 16, e,f,g) und sind grün gefärbt. Ihr Stroma erscheint, wohl infolge ihrer größeren Dicke, mit Säurefuchsin stärker rot gefärbt als bisher. Sie besitzen in Aufsicht runde, von der Seite halbkreisartige Formen, die den endgültigen Chloroplastenformen des Normaltyps fast entsprechen, und sind mit 6 Grana und dem z.T. noch erkennbaren Zentralkörper ausgestattet. Die Zonen 4 und 5 sind sehr scharf und übergangslos voneinander getrennt.

Bei einem älteren, 52 mm langen "Weißherz"-Blatt, dessen grüne Spitze erst in größerer Entfernung von der Blattbasis beginnt, findet man 9 mm von der Ansatzstelle entfernt noch keine funktionsfähigen Chbroplasten, sondern nur 5-6 µ lange, flache Plastiden, welche denen in der Abb. 16, b,c entsprechen. Die carotinoidhaltigen Randstrukturen sind sehr deutlich entwickelt. Der Zentralkörper hat einige Grana (bis zu 6) ausgebildet. Diese werden jedoch nicht gleichmäßig verteilt, sondern bleiben in der Regel in der Nähe des Zentralkörpers liegen. Nur selten werden sie weiter an den Rand der flachen Plastiden, also in den Bereich der Carotinoidstrukturen verlagert. Wenn sie nahe beisammen liegen, so befindet sich meist ein größeres Stärkekorn in ihrer Mitte (Abb. 16,d).

Erst 30 mm von der Blattbasis entfernt (Beginn der grünen Zone) sind die Plastiden abgerundet und stellen voll durchstrukturierte funktionsfähige Chloroplasten dar, die in Aufsicht zwar einen etwas kleineren Durchmesser besitzen als die Plastiden der gelben Zone, dafür aber entsprechend dicker sind. Auch hier erfolgt dieser Übergang sehr plötzlich und die Grenze zwischen Gelb und Grün ist sehr scharf. Diese Grenze

schiebt sich in der Periode des Wiederergrünens immer mehr zur Blattbasis vor, indem sich die oben geschilderten 5-6 μ langen, flachen Plastiden abrunden und zu normalen Chloroplasten werden. Diese Umwandlung erfolgt sehr rasch, sodaß die Grenze zwischen grünem und gelbem Gewebe zunächst noch scharf bleibt. Mit zunehmender Annäherung an die Basis wird der Farbübergang aber mehr und mehr verschwommen, weil offensichtlich der Impuls zur Wiederergrünung schneller zur Blattbasis gelangt als die von ihm erfaßten Plastiden sich in grüne Chloroplasten umwandeln können.

Nach dem Wiederergrünen bleiben an einigen Blättern regelmäßig fast rein weiße Zellen zurück (Abb. 16, h). Offensichtlich sind hier einige Zellen oder Zellgruppen so stark gestört, daß ihre Plastiden nicht mehr ergrünen können. Die Plastiden sind dort völlig farblos und bilden nur wenige unregelmäßig verteilte Grana aus. Am Rande tragen sie bläschenartige Lipoidstrukturen, welche die hautartig dünnen, in Aufsicht meist runden Formen der Plastiden deutlich begrenzen (Abb. 16, i,j,k).

In den sekundär ausbleichenden Blättern sind zunächst normale Chloroplasten ausgebildet (Abb. 17,a). Die basalen Zonen dieser Blätter wachsen in der Ausbleichungsperiode gelblich nach (Abb. 17, b), und zugleich bleichen auch die bereits normalgrünen Areale teilweise aus (Abb. 17,c). Dabei kommt es zu einem Abbau der ursprünglich voll entwickelten Chloroplastenstrukturen. Die grünen Farbstoffträger sind in Aufsicht rundlich, in Seitenansicht ähneln sie einem Kreissegment, das an der Sehnenmitte leicht eingedellt ist, so daß sie etwa mit einer Schale zu vergleichen wären (Abb.17,g,h). Diese Form verändert sich während des Ausbleichens dahingehend, daß sich die Plastide stark abflacht und gleichzeitig ihre Flächenausdehnung bis auf das Doppelte vergrößert (Abb. 17, i,j). Zugleich mit dieser Formveränderung verlieren die Chloroplasten ihre grüne Färbung und die mit ihnen besetzte Blattzone wird gelb. Trotz dieser starken Veränderungen

sind die Grana in solchen Plastiden noch deutlich, wenn auch etwas schwächer als normal sichtbar. Allerdings sind sie in ihrer Längenausdehnung nicht mehr so streng ausgerichtet wie im Normalfall, sondern unregelmäßiger angeordnet, was auf eine Veränderung in den Stromalamellen hinzudeuten scheint, wie sie ähnlich zu Beginn einer normalen Chloroplastenteilung (vgl. Kap.1) beobachtet wurde. Bald nach dem Beginn der Chloroplastendegeneration treten auf ihrer ganzen Oberfläche Tröpfchen ("Globuli") auf. Diese werden, wenn die Plastiden ihre größte Abflachung erreicht haben, aber völlig an die in Aufsicht vorhandene Randlinie verschoben. Die Tröpfchen haben etwa die Größe der Grana und sind bei Lebendbeobachtung oder im ungefärbten Mikrotompräparat nicht immer sicher durch die verschiedene Lichtbrechung von diesen zu unterscheiden. Durch Färbung mit Nilblausulfat, Jodjodkalium und Rhodamin B können beide Strukturelemente jedoch ziemlich deutlich voneinander getrennt werden.

Bei den etwas höher inserierten Rosettenblättern mit sekundärer Ausbleichung erfolgt nach einer gewissen Zeit ebenfalls ein Wiederergrünen der ausgeblichenen Blattzonen (Abb. 17, d,e,f). Dabei verwandeln sich die in ihrer Form und Färbung sehr stark, in ihrer Struktur weniger veränderten Plastiden wieder zu funktionsfähigen Chloroplasten zurück. Dieser Vorgang erfolgt nicht gleichmäßig über eine Zelle hin, sondern erfaßt die einzelnen Plastiden nacheinander, wie Abb. 17,k zeigt.

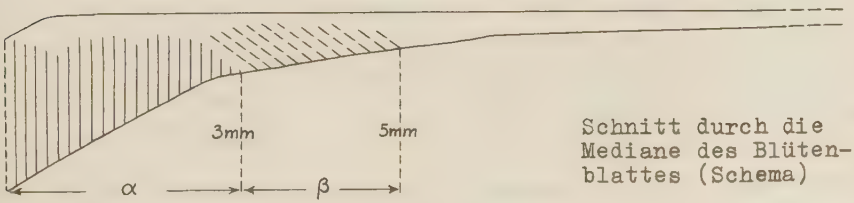
Dabei runden sich die flächenhaft verbreiteten Plastiden wieder ab. Sie nehmen in Aufsicht eine kleinere Fläche ein und bekommen in Seitenansicht ihre typische leichte Näpfchenform zurück. Zugleich mit dieser Straffung ihrer Form ergrünen sie immer mehr und die Carotinoidtröpfchen verschwinden. Es ist zu vermuten, daß diese Veränderung der Plastidenform auf eine Änderung der Viskosität des Plastidenstromas, u.U. auch auf eine Veränderung der Permeabilität der Plastidenmembran zurückgeht.

Einen Sonderfall der Plastidenentwicklung stellt die Chromoplastenbildung in den Blütenblättern dar.

Als Versuchsmaterial dienten die Blütenblätter von suaveolens Weißherz. Diese wurden aus Knospen, 24 Stunden vor der Öffnung der Blüten, entnommen. Die Blätter waren dann bereits voll entwickelt und chromgelb gefärbt.

Es wurde die Blütenblattzone untersucht, die sich in der Mediane des Blattes von der Basis zur Spitze erstreckt (Abb. 18, a,b). Die Zellen sind dort langgestreckt, in Längsreihen angeordnet, und grenzen größtenteils mit geraden Wänden aneinander. Zu beiden Seiten dieser mittleren Zone wächst das Blatt kurz vor dem Öffnen sehr rasch. Die Zellen sind dort ebenfalls gestreckt, aber nicht streng in einer bestimmten Richtung angeordnet und sind stark wellenförmig gegeneinander verzahnt. Daher eignen sich die Zonen zu beiden Seiten der Mediane nicht so gut zur Beobachtung.

Da sowohl Form wie Struktur der Chromoplasten bei der Fixierung sehr leicht zerstört werden, stützen sich die Untersuchungen im wesentlichen auf Vitalbeobachtungen. Es wurden nur Zellen ausgewertet, deren Unverletztheit durch die Plasmaströmung erwiesen war. Wenn die Schnittebene durch die vorher beschriebene Mediane des Blattes gelegt wurde, so zeigten sich von der Blattbasis zur Spitze fortschreitend in der subepidermalen Schicht der Blattunterseite folgende Plastidenformen :



Schnitt durch die Mediane des Blütenblattes (Schema)

An der Blattbasis (Zone α) erscheinen die meisten Plastiden leicht grün, einige sind jedoch völlig farblos. Sie haben eine durchschnittliche Größe von 3-4 µ und enthalten 1 bis 3 Stärkekörner (Abb. 18,c; Taf. 7,d). Stärkehaltige Plastiden finden sich in jüngeren Blütenblättern aus kleineren Knospen in sämtlichen Zellen. Diese Stärke wird im weiteren Verlauf der Entwicklung offensichtlich von der Blattspitze her abgebaut, so daß sie 24 Stunden vor der Blütenöffnung bis auf die 3 mm breite Zone α an der Blattbasis fast völlig verschwunden ist. In den stärkefreien Plastiden der Zone ß lassen sich dann gut 2-8 Grana erkennen (Abb.18,d). Bei einigen wenigen Formen fehlen jedoch die Grana völlig.

Beginnend in einer Entfernung von 5 mm von der Blattbasis nehmen alle Plastiden einen gelblichen Ton an. Es bilden sich auf der ganzen Plastidenoberfläche helle, lichtbrechende Kügelchen von ungefähr o,2 bis o,6 µ Durchmesser aus, die sich durch ihre Färbbarkeit wiederum als die von FREY-WYSSLING und KREUTZER (1957) beschriebenen "Globuli" identifizieren lassen.

Mit der weiteren Entfernung von der Blütenblattbasis werden die Plastiden stetig flacher und bestehen zuletzt beinahe nur noch aus einer dünnen Membran, die in Aufsicht am Rande vereinzelt immer noch Globuli einschließt, welche jedoch jetzt bis o,8 µ groß sein können (Abb. 18,e; Taf. 7,e). Diese hautartigen, zarten Plastidenmembranen sind dann bis fast zur Blattspitze hinauf zu beobachten. Sie können durch die Plasmaströmung deformiert werden. Tafel 7,f stellt solche Formen in den Zellen nahe der Blattspitze dar. In den Zellen der äußersten Spitze der Blütenblätter konnten keine Chromoplasten mehr gefunden werden. Sie dürften wohl zerrissen und im Plasma aufgegangen sein.

In den weiter innen liegenden 2 bis 3 Zellschichten des Blütenblattes bis zur Stärkescheide des die Mediane durchziehenden Leitbündels spielt sich derselbe Entwicklungsvorgang ab.

Die Plastidenreduktion ist dort jedoch verlangsamt, so daß die den geschilderten Entwicklungsstadien homologen Formen immer etwa 6 Zellen nach der Spitze zu verschoben sind. Diese Vorgänge bei der Chromoplastenbildung in den Blütenblättern zeigen auffallende Parallelen zu den Ausbleichungsvorgängen in den Laubblättern von suaveolens "Weißherz".

Bei allen Störungen in der Plastidenentwicklung, die in den vorausgehenden Kapiteln beschrieben wurden, war diese Störung mit einer Vakuolisierung der Plastiden verbunden, vorausgesetzt, daß vorher ein Entwicklungsstadium mit 8 Grana erreicht war. Bei den sekundär ausbleichenden Rosettenblättern der suaveolens "Weißherz" erfolgt keine derartige Vakuolisierung, obwohl primär multigranuläre Chloroplasten vorhanden sind. Die Granaanordnung zerfällt dort während des Ausbleichungsvorganges und das Chlorophyll wird abgebaut. Zur gleichen Zeit treten auf der ganzen Plastidenoberfläche carotinoidhaltige Globuli auf, und die Plastiden flachen sich unter Vergrößerung ihres Durchmessers stark ab. Im Endzustand stellen sie nur noch flächige Häutchen dar, in denen Globuli und Grana noch deutlich erkennbar sind.

In den Blütenblättern bilden die Plastiden bis zu 8 Grana aus und werden hellgrün. Noch vor dem Öffnen der Blüten verschwindet diese grüne Färbung bereits wieder (vgl. SCHÖTZ 1962) und es entstehen an der Plastidenoberfläche dieselben Globuli, wie in den Plastiden der "Weißherz"-Blätter. Die sich entwickelnden Chromoplasten flachen sich ab und werden zu dünnen Blättchen von verschiedener Umrißform. Diese tragen am Rande immer noch Globuli. Die Ähnlichkeit der beiden Entwicklungsvorgänge ist unverkennbar. Die Ausbleichungsvorgänge in der Rosette von suaveolens "Weißherz" stellen zweifellos eine Herausdifferenzierung von Chromplasten dar, wie sie sonst nur in der Blüte vor sich geht.

Es erscheint daher wohl berechtigt, zu sagen, daß die Mutante "Weißherz" bereits im Rosettenstadium einen Teil der Blütenentwicklung, nämlich die Chromoplastenbildung, vorausnimmt, ohne dabei aber auch zu einer morphologischen Veränderung der Blätter zu kommen (s.SCHÖTZ und SENSER 1961). Daß auch bezüglich der Pigmentproduktion keine Analogie zwischen "Weißherz"-Blättern und Blütenblättern besteht, hat SCHÖTZ (1962) nachgewiesen.

In den Blütenblättern von Oenothera suaveolens "Weißherz", wie auch in denen von Ranunculus repens, die FREY-WYSSLING und KREUTZER untersucht haben, ist die Chromoplastenentwicklung monotrop und endet mit der Ausbildung völlig degenerierter Plastiden, die unter Umständen ihre Globuli durch Aufplatzen abstoßen. Eine Zurückverwandlung solcher desorganisierter Strukturen in den Zustand der hochorganisierten Chloroplasten halten FREY-WYSSLING und KREUTZER für ausgeschlossen und halten damit die Schimpersche Hypothese (1885) einer reversiblen Plastidenumwandlung für widerlegt. Die Mutante "Weißherz" zeigt nun aber offensichtlich, daß sich zumindest bis zu einem gewissen Grad ihrer Entwicklung Chromoplasten wieder in Chloroplasten zurückverwandeln können, daß also eine reversible Plastidenumwandlung möglich ist. Diese erfolgt jedoch nicht in jedem Fall. In den Blättern mancher Triebe bleiben bei der die "Weißherz"-Periode beendenden Ergrünung einzelne kleine, völlig weiße Zonen zurück. Hier vermögen die Chromoplasten den Rückweg zur Chloroplastenbildung nicht mehr einzuschlagen. Ob dies infolge einer allzu starken strukturellen Schädigung unmöglich ist, oder ob die Reaktionsnorm zwischen Kern und Plastiden, auf deren Veränderung die Ausbleichung (= Chromoplastenbildung) wohl zurückgehen dürfte (s.SCHÖTZ 1958b, 1959) nicht mehr normalisiert werden kann, ist nicht feststellbar. Für die zweite Möglichkeit würde die Tatsache sprechen, daß es immer der ganze Plastidenbestand einer Zelle ist, der irreversibel verändert bleibt.

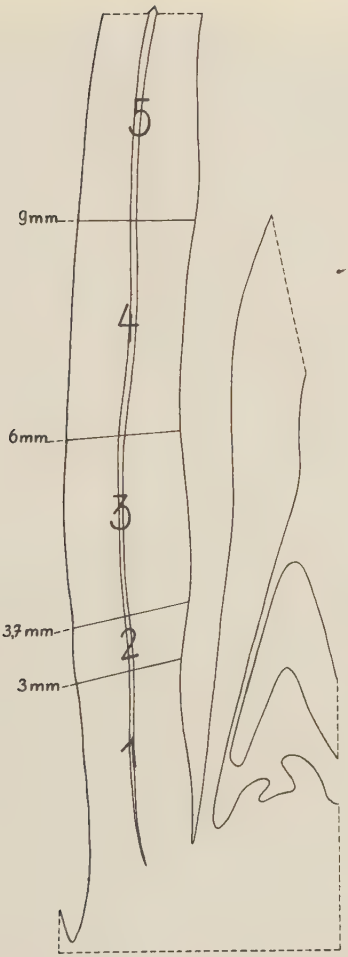


Abb.15.

Oe. suaveolens Mutante "Weißherz". Die verschiedenen Zonen der Plastidenentwicklung an einem 12 mm langen Blatt.

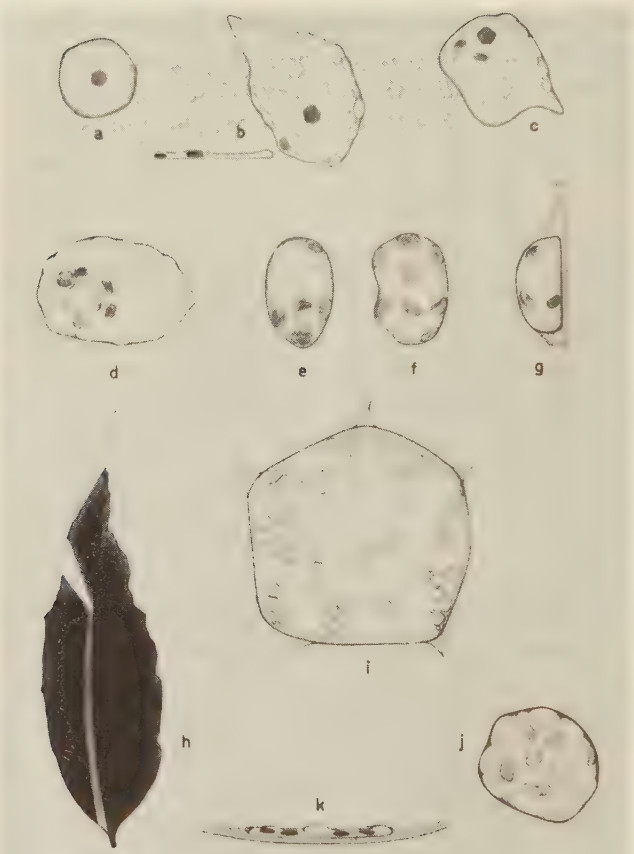


Abb.16.

Oe. suaveolens Mutante "Weißherz". a-g Plastidenentwicklung während der Ausbleichungsperiode; h unvollständig wiederergrüntes Blatt; i-k Plastiden aus dem irreversibel ausgeblichenen Bereich von h.

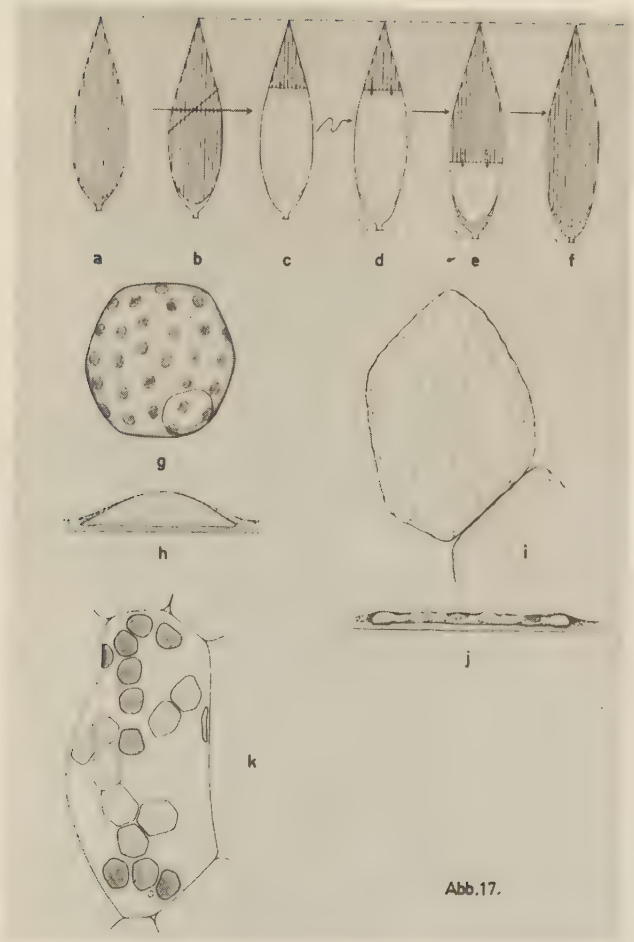


Abb.17.

Oe. suaveolens Mutante "Weißherz". a-f Schema einer sekundären Ausbleichung und der späteren Wiederergrünung an einem etwas höher inserierten Rosettenblatt; g-k Plastidenveränderungen an einem sekundär ausbleichenden Blatt.

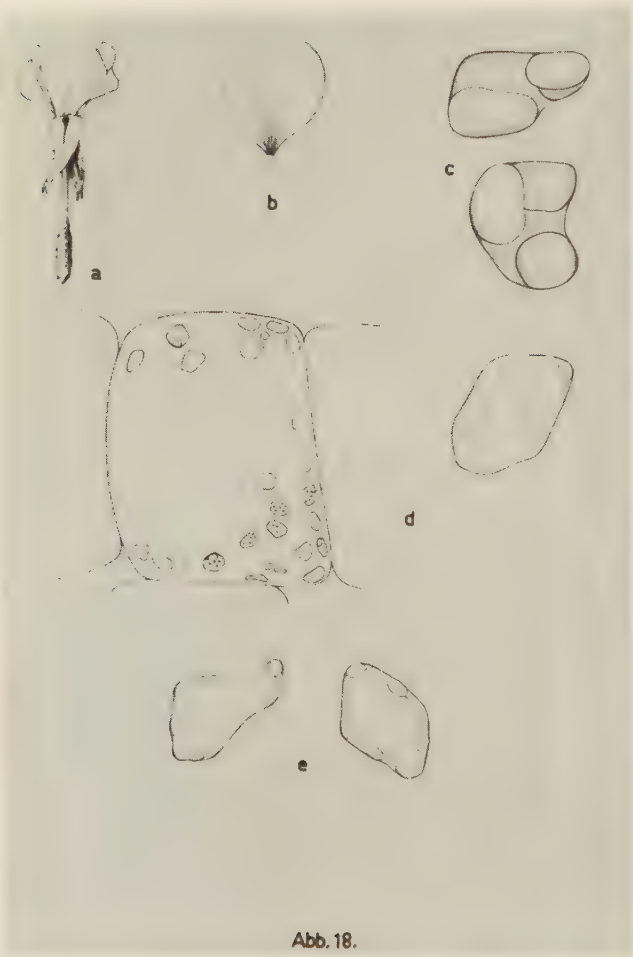


Abb. 18.

Oe. suaveolens Mutante "Weißherz". a Blüte 24 Std. vor dem Aufblühen, künstlich geöffnet; b einzelnes Blütenblatt von a; c stärkehaltige Plastiden an der Blattbasis; d achtgranuläre Plastidenstadien; e Endstadium der Plastidenentwicklung in einem Blütenblatt.

Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse

Die Jungplastiden des Vegetationspunktes von Oenothera suaveolens St. sind formveränderlich und teilen sich durch einfache Durchschnürung. Sie enthalten z.T. Stärke und, ebenso wie die Plastiden an der Basis junger Blätter, stärker färbbare, aber in ihrer Form mit dem Lichtmiktoskop nicht mehrgenau erkennbare Randstrukturen. Diese Randstrukturen verschwinden beim folgenden Wachstum und gleichzeitig entsteht im Innern der Plastide ein "Zentralkörper". Aus diesem gehen dann die primären 8-9 Grana hervor. Die primären Grana liefern durch weitere Teilungen den gesamten Granabestand der Chloroplasten, wobei es zur Ausbildung der Geldrollenstruktur kommt. Auch voll ausgebildete Chloroplasten sind noch teilungsfähig.

Die grünen Zellen der Verbindung velans.^{h}hookeri mit lamarckiana-Plastiden enthalten neben Chloroplasten eine Anzahl nicht weiter entwickelter Jungplastiden. In den im Verlauf der Ausbleichungsperiode gebildeten Zellen werden die Chloroplasten in zunehmendem Maße vakuolisiert. Die ziemlich gute Konstanz der Gesamtzahl von intakten Chloroplasten + Jungplastiden in allen Zellen wird zunächst sowohl durch Teilung von noch unversehrten Chloroplasten, wie durch Weiterentwicklung von Jungplastiden aufrecht erhalten. Mit dem Fortschreiten der Ausbleichung können die Zellen diese konstante Zahl jedoch nur noch durch Teilung der Jungplastiden erreichen, da die Teilungsfähigkeit der Chloroplasten und auch die Entwicklungsfähigkeit der Jungplastiden offenbar immer mehr gehemmt wird. Im Höhepunkt der Ausbleichungsphase sind nur noch einige der Jungplastiden (1-3 je Zelle) fähig, sich ohne Teilung zu "Riesenchloroplasten" zu entwickeln, die übrigen bleiben undifferenziert.

Die Entwicklung der lamarckiana-Plastiden in der Verbindung rubens.percurvans verläuft gewöhnlich nur bis zu einem 5-granulären Stadium. Dann tritt unter Vakuolenbildung sehr rasch ein Zerfall der Plastiden ein, wobei sich zeigt, daß Stroma und Plastidenmembran nur recht schwach ausgebildet sind.

In der Verbindung pingens.rubens (Genom BB) degenerieren die biennis-Plastiden (Plastom II) unter Vakuolisierung, nachdem zunächst funktionsfähige Chloroplasten mit bis zu 2o Grana gebildet worden sind. Die Vakuolisierung beginnt sehr plötzlich, wobei gleichzeitig aus den Grana Lipoidsubstanzen in das Stroma abgegeben werden. Die Plastidenmembran ist sehr dehnungsfähig.

Unter den beiden Komplexen rubens.flectens (BC) vermögen die biennis-Plastiden (II) im günstigsten Falle nur mehr bis zu 8 Grana auszubilden. In der Regel atstehen nur 4 Grana und der Rest des Zentralkörpers bleibt als größeres Körperchen unverbraucht zurück. Lipoidhaltige Substanzen sammeln sich in geringer Menge in den Grana an. Die Plastidenmembran und das Stroma lösen sich im Cytoplasma auf.

Wird das biennis-Plastom II unter die BC-Genomkombinationen pingens.flectens oder subpingens.subcurvans gebracht, so erfolgt die Plastidendegeneration in derselben Weise wie bei rubens.flectens.

Die Entwicklung mutierter Plastiden verläuft weitgehend normal. Erst bei mehr oder weniger weit ausdifferenzierten Chloroplasten kommt es zu Degenerationserscheinungen. Mutierte biennis-Plastiden bilden unter dem Genom pingens.^{h}hookeri nur etwa 8 Grana aus. Die Degeneration scheint dann im Stroma zu beginnen und eine weitere Granabildung zu verhindern. Die Plastidenmembran ist auffallend stabil und vermag der Vergrößerung der am Ende der Entwicklung gebildeten Vakuolen lange Zeit zu folgen.

Bei nach gelb mutierten suaveolens-Plastiden entstehen unter dem Genom albicans.gaudens bis zu 2o Grana. Die Degeneration nimmt dann ebenfalls im Stroma ihren Anfang, wobei primär eine Trennung lipoidhaltiger Substanzen von hydrophilen Bestandteilen eintritt. Erst sekundär bilden sich im hydrophilen Bezirk die schnell heranwachsenden Vakuolen.

In den von Anfang an bleichen Blättern von Oenothera suaveolens "Weißherz" werden stark abgeflachte Plastiden ausgebildet. Diese enthalten nur etwa 5 Grana, welche ungeordnet im Stroma liegen. Zugleich mit den Grana treten im Stroma carotinoidhaltige Globuli in größerer Zahl auf. Zu ähnlichen flachen, globulihaltigen Plastidentypen wandeln sich auch die bereits voll ausdifferenzierten Chloroplasten erst sekundär ausbleichender Rosettenblätter um.

In den Blütenblättern folgen die Plastiden bis zum 8-granulären Stadium dem normalen für Chloroplasten üblichen Entwicklungsverlauf. Dann bilden sie an ihrer Oberfläche dieselben Globuli aus, wie die Plastiden der "Weißherz"-Blätter, flachen sich stark ab und nehmen verschiedene Umrißformen an. Sie sind typische Chromoplasten.

Aus der Gleichheit der Entwicklungsvorgänge ist zu folgern, daß die Plastidenentwicklung in den blassen Rosettenblättern der Mutante "Weißherz" von Oenothera suaveolens wie diejenige in den Blütenblättern, eine Chromoplastenbildung darstellt. Die Mutante "Weißherz" nimmt also im Rosettenstadium einen Teil der Blütenentwicklung, nämlich die Chromoplastenbildung voraus.

Sowohl die von Anfang an bleichen, wie auch die sekundär ausgeblichenen Blätter von Oe. suaveolens "Weißherz" werden nach Beendigung der Ausbleichungsperiode wieder grün. Dabei wandeln sich die Chromoplasten in Chloroplasten um. Es gibt also eine Reversibilität in der Entwicklung der Plastiden.

Herrn Privatdozent Dr. F. SCHÖTZ danke ich für die Überlassung des Themas, für das stete freundliche Interesse am Fortgang meiner Arbeit, sowie für die beratende Unterstützung. Dem Vorstand des Botanischen Instituts der Universität München, Herrn Professor Dr. L. BRAUNER habe ich für die freundliche Gewährung von Arbeitsmöglichkeiten an seinem Institut zu danken. Dem Institutsphotographen, Herrn E. KRAUSE, danke ich herzlich für die Anfertigung der Vergrößerungen meiner Mikroaufnahmen und für die photographische Vervielfältigung der Zeichnungen. Der Deutschen Forschungsgemeinschaft bin ich für die Unterstützung meiner Arbeiten zu Dank verpflichtet.

Literatur

BARTELS, F.: Cytologische Studien an Leukoplasten unterirdischer Pflanzenorgane. Planta 45, 426-454 (1955). - Ungewöhnlich große Chloroplasten bei Epilobium-Bastarden. Protoplasma 48, 398-402 (1957). - ELBERS, P.F.: Submicroscopic structure of some chloroplasts. Acta Botanica Neerlandica 6, 345-350 (1957). - FREY-WYSSLING, A., und E.KREUTZER.: Die submikroskopische Entwicklung der Chromoplasten in den Blüten von Ranunculus repens L. Planta 51, 104-114 (1958). - FASSE-FRANZISKET, U.: Die Teilung der Proplastiden und Chloroplasten bei Agapanthus umbellatus L'Herit. Protoplasma 45, 194-227 (1956). - GRAVE, G.: Studien über die Entwicklung der Chloroplasten bei Agapanthus umbellatus. Protoplasma 44, 273-298 (1955). - HEITZ, E.: Kristallgitterstruktur des Granums junger Chloroplasten von Chlorophytum. Exper.Cell Res.7, 606-608 (1954). - Über die Struktur der Chromosomen und Chloroplasten. Nova acta Leopoldina N.F. 17, 517-540 (1955). - Das allgemeine Bauprinzip des Lamellarsystems der Chloroplasten. Experientia 16, 537 (1960). - HEITZ, E. und R.MALY: Zur Frage der Herkunft der Grana. Z.Naturforsch.8b, 243-249 (1953).- KRUMBHOLZ, G.: Untersuchungen über die Scheckung der Oenotherenbastarde, insbesondere über die Möglichkeit der Entstehung von Periklinalchimären. Jena. Z.Naturwiss. 62, 187-260 (1925). - LEYON, H.: The structure of chloroplasts, IV: The development and structure of the Aspidistra chloroplasts. Exp.Cell Res. 7, 265-611 (1954). MENKE, W.: Zur Entwicklungsgeschichte der Plastiden von Oenothera hookeri und Morphogenese der Chloroplastenstruktur. Z.Naturforsch. 14b, 394-398 (1959). - Weitere Untersuhungen zur Entwicklung der Plastiden von Oenothera hookeri. Z. Naturforsch. 15b, 479-482 (1960). - MÜHLETHALER, K.: Untersuchungen über die Struktur und Entwicklung der Proplastiden. Protoplasma 45, 264-279 (1955). - Die Struktur der Grana und Stromalamellen in Chloroplasten. Z.f.wiss.Mikr.und mikr.Technik 64, 444-452 (1960).

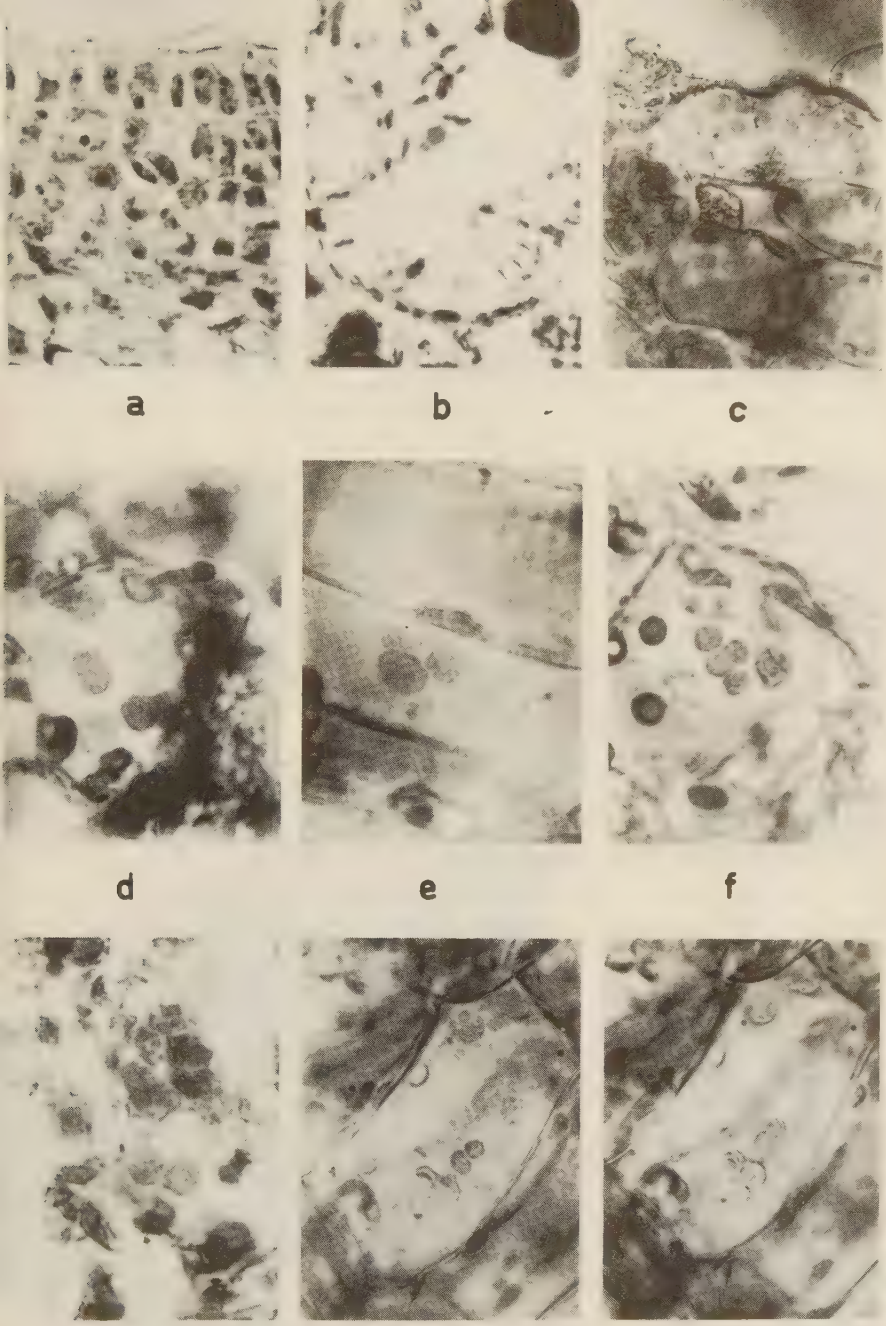
MÜHLETHALER, K. und A.FREY-WYSSLING: Entwicklung und Struktur der Proplastiden. J.of Biophys.and Biochem.Cytology 6, 507-512 (1959). - PERNER, E.S.: Die Entstehung der Chlorophyllkörner. Umschau 1957, 465-468. - RENNER, O.: Die Scheckung der Oenotherenbastarde. Biol.Zbl. 44, 309-336 (1924). - Artbastarde bei Pflanzen. In Handbuch der Vererbungswissenschaften II, A, 1-161; Berlin 19291 - Die pflanzlichen Plastiden als selbständige Elemente der genetischen Konstitution. Ber.sächs.Akad.Wiss., Math.-phys. Kl. 86, 241-266 (1934).- Zur Kenntnis der nichtmendelnden Buntheit der Laubblätter. Flora (Jena) 130, 218-290 (1936). - Zur Kenntnis der Plastiden- und Plasmavererbung. Cytologia 1937, 644-653 (Fujii-Bd.). - ROMEIS, B.: Mikroskopische Technik. München 1948. - SCHIMPER, A.F.W.: Untersuchungen über die Chlorophyllkörner und die ihnen homologen Gebilde. Jb.wiss.Bot. 16, 1-247 (1885). - SCHÖTZ, F.: Plastidenvererbung. Naturwiss. Rdsch. 5, 185-190 (1952). - Über Plastidenkonkurrenz bei Oenothera. Planta (Berl.) 43, 182-240 (1954). - Untersuchungen an panaschierten Oenotheren I; Über die photosynthetische Leistungsfähigkeit der Chloroplasten in den blassen Arealen einiger Plastidenmutanten und Bastardschecken. Z.Naturforsch. 10b, 100-108 (1955).- Über die photosynthetische Leistungsfähigkeit einiger panaschierter Oenotheren. Photogr. u.Forsch. 7, 12-16 (1956). - Beobachtungen zur Plastidenkonkurrenz bei Oenothera und Beiträge zum Problem der Plastidenvererbung. Planta 51, 173-185 (1958a). - Periodische Ausbleichungserscheinungen des Laubes bei Oenothera. Planta 52, 351-392 (1958b). - Periodische Veränderungen im Zusammenwirken von Zellkern und Plastiden bei Oenotheren. Photographie und Forschung 8, 65-72 (1959). - Pigmentanalytische Untersuhungen an Oenothera I. Vorversuche und Analyse der Blätter und Blüten von Oenothera suaveolens Mutante "Weißherz". Planta (1962; im Druck). SCHÖTZ, F., und F.SENSER: Reversible Plastidenumwandlung bei Mutante "Weißherz" von Oenothera suaveolens Desf. Planta 57, 235-238 (1961). - STRUGGER, S.: Über die Struktur der Proplastiden. Ber.deutsch.bot.Ges. 66, 439-453 (1953). -

Die Proplastiden in den jungen Blättern von Agapanthus umbellatus L-Herit. Protoplasma 43, 12o-173 (1954). - Elektronenmikroskopische Beobachtungen an den Proplastiden des Vegetationskegels von Elodea densa. Protoplasma 48, 36o-364 (1957). - STRUGGER, S., und L.KRIGER: Untersuchungen über die Struktur der Plastiden etiolierter Pflanzen. Protoplasma 52, 23o-246 (196o). - STRUGGER, S, und E.PERNER: Beobachtungen zur Frage der ontogenetischen Entwicklung des somatischen Chloroplasten. Protoplasma 46, 711-742 (1956). - STRUNK, Ch., und H.WARTENBERG: Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen der Chloroplasten chlorotischer Maispflanzen. Phytopath.Zeitschr. 38, 1o9-122 (196o). - STUBBE, W.: Vergleichende genetische und zytologische Untersuchungen an verschiedenen Sippen von Oenothera suaveolens. Z.Vererbungslehre 85, 18o-2o9 (1953). - Erbliche Chlorophylldefekte bei Oenothera. Photogr. und Wiss. 4, 3-8 (1955). - Dreifarbenpanaschierung bei Oenothera I; Entmischung von 3 in der Zygote vereinigten Plastidomen. Ber. dtsch.bot.Ges. 7o, 221-226 (1957). - Dreifarbenpanaschierung bei Oenothera II; Wechselwirkungen zwischen Geweben mit zwei erbliche verschiedenen Plastidensorten. Z.Vererbungslehre 89, 189-2o3 (1958). - Genetische Analyse des Zusammenwirkens von Genom und Plastom bei Oenothera. Z.Vererbungslehre 9o, 288-298 (1959). - Untersuchungen zur genetischen Analyse des Plastoms von Oenothera. Z.f.Bot. 48, 191-218 (196o). - STUBBE, W., und D.v.WETTSTEIN: Zur Struktur erblich verschiedener Chloroplasten von Oenothera. Protoplasma (Wien) 45,241-25o (1955). - STURM, A.: Anatomische und zytologische Untersuchungen an bleichen und gescheckten Komplexheterozygoten. Z.Vererbungslehre 75, 69o-738 (1938). - UEDA, R., and M.WADA: Strukture and Development of Plastids in Variegated Leaves. Bot.Mag.(Tokyo) 72, 349-358 (1959). - VRIES, H.de: Gruppenweise Artbildung. Berlin 1913. - WETTSTEIN, D.v.: Genetics and the submicroscopic cytology of plastids. Hereditas (Lund) 43, 3o3-317 (1957). - Chlorophyll-Letale und der submikroskopische Formwechsel der Plastiden. Exper.Cell Res. 12, 427-5o6 (1957). - The Formation of Plastid Structures. Brookhaven Symposia in Biology, No.11, 138-159 (1958).

L e b e n s l a u f

Am 3. März 1935 wurde ich, Friedrich Senser, als Sohn des Hauptlehrers Friedrich Senser und dessen Ehefrau Therese, geb. Müller, geboren. Im Jahre 1941 trat ich in die Volksschule Neubeuern ein. Nach Kriegsende erlaubten meine Eltern den Besuch einer Höheren Schule. Im September 1946 wurde ich in das Hum. Gymnasium Rosenheim aufgenommen, wo ich im Juni/Juli 1956 die Reifeprüfung ablegte.

Im Wintersemester 1956/57 immatrikulierte ich mich an der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Ludwig-Maximilians-Universität in München. In der Absicht das Staatsexamen für das höhere Lehramt abzulegen, widmete ich mich besonders dem Studium der Biologie, Chemie, Geographie, Anthropologie und Philosophie. Im Sommer 1959 begann ich bei Herrn Privatdozent Dr. F. Schötz mit einer genetischen Doktorarbeit. Daneben war ich bis 1961 auch am Botanischen Institut der Universität München als studentische Hilfskraft tätig, u.a. bei verschiedenen Praktika (mikroskopische Übungen und physiologischer Kurs). Im April 1962 brachte ich meine Promotionsarbeit zum Abschluß.

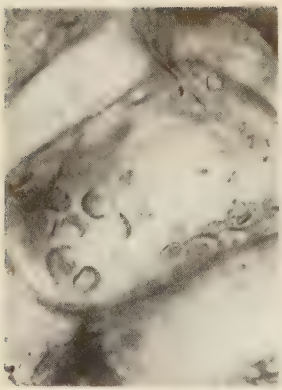


a b c

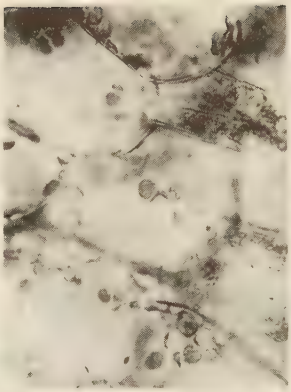
d e f

g h i

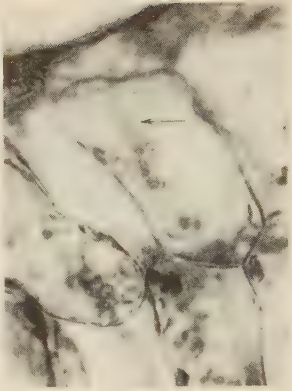
Taf.1.



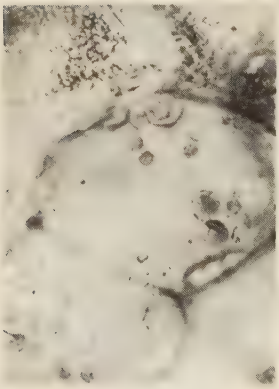
a



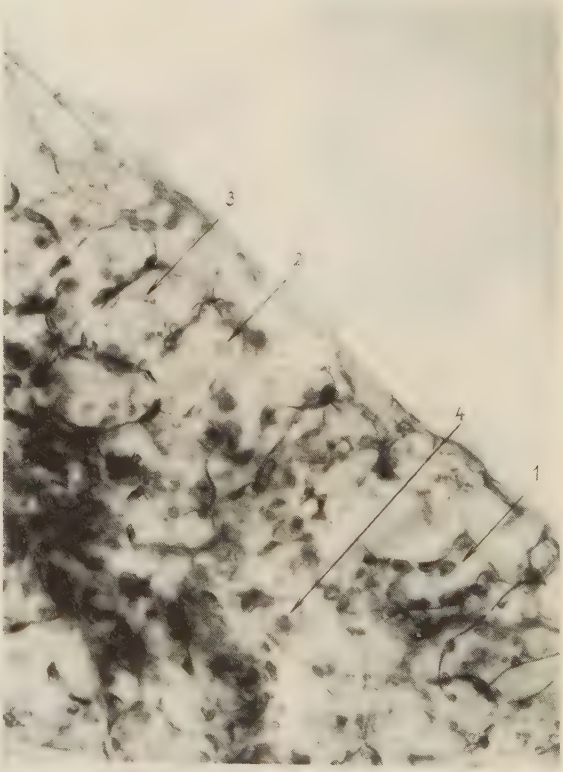
b



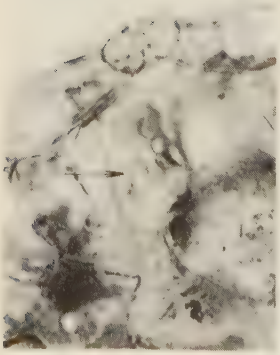
c



d

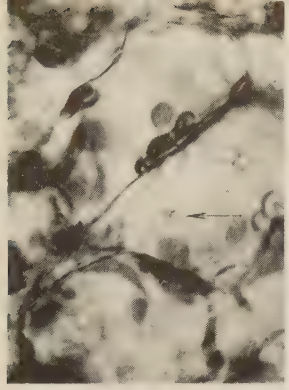


e

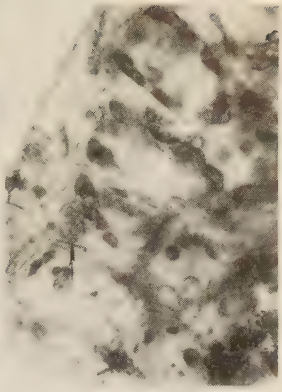


f

Taf. 2.

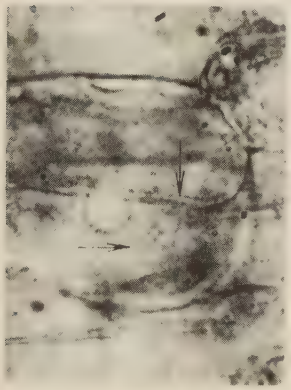


a

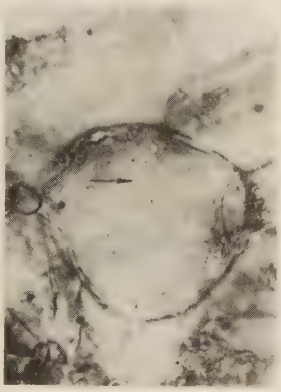


b

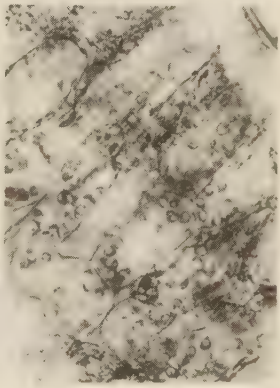
c



d

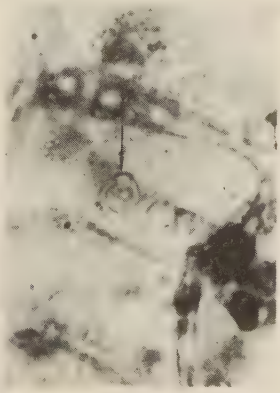


e



f

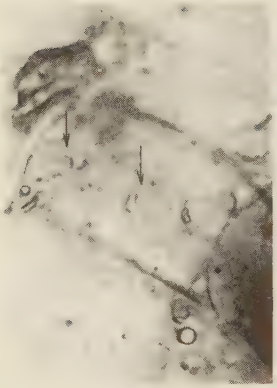
g



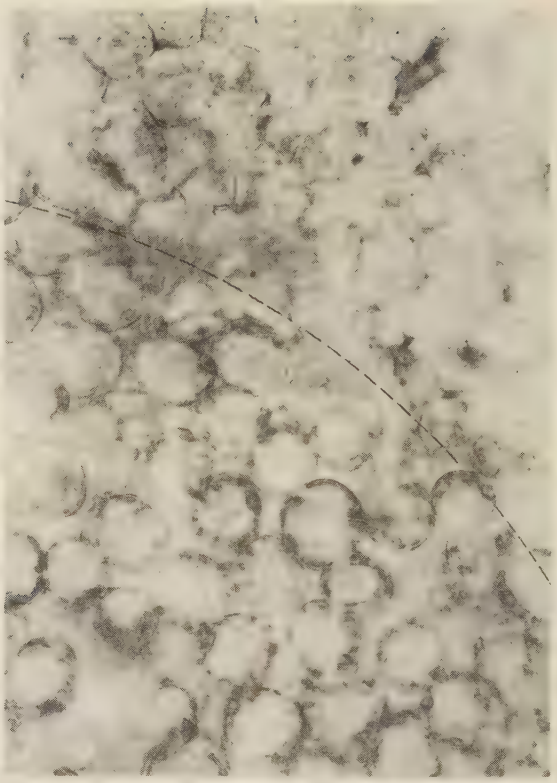
h

i

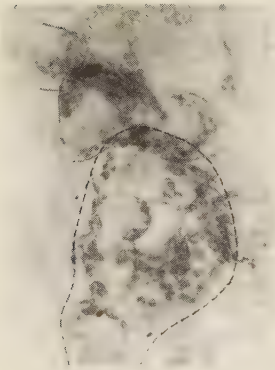
Taf.3.



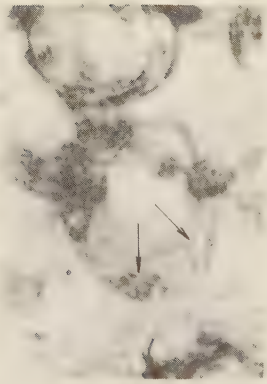
a



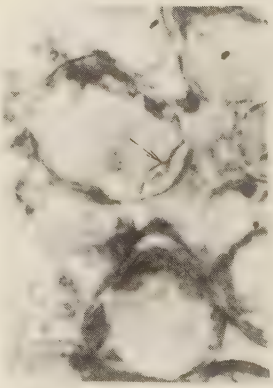
b



c



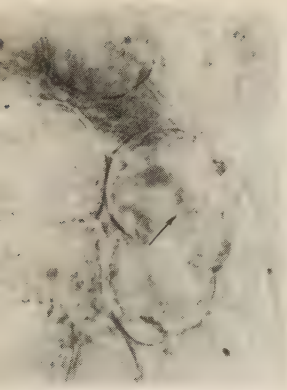
d



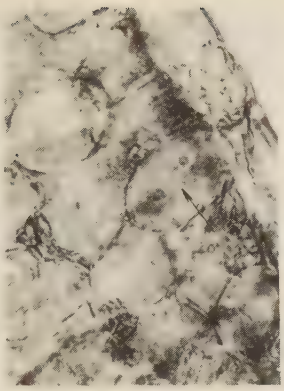
e

f

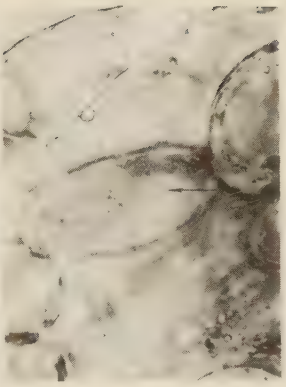
Taf. 4.



a



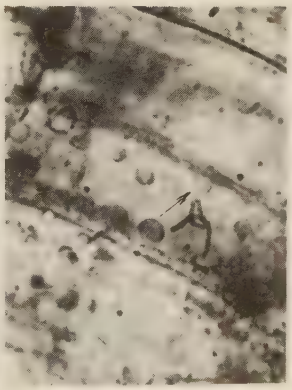
b



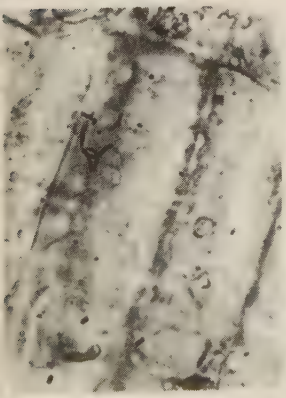
c

d

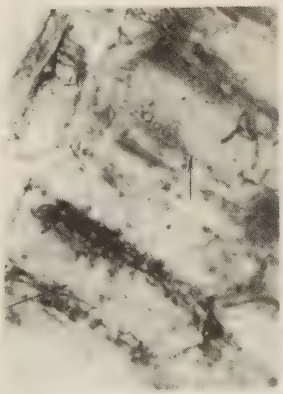
e



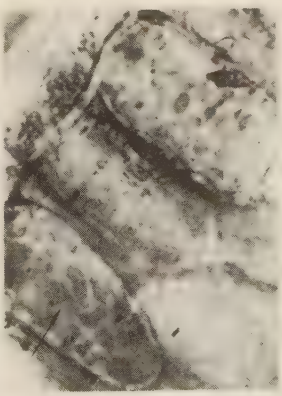
f



g

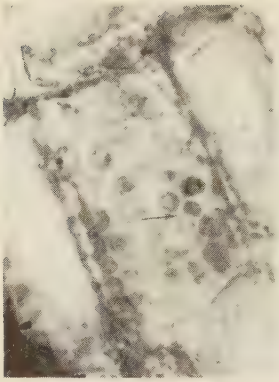


h

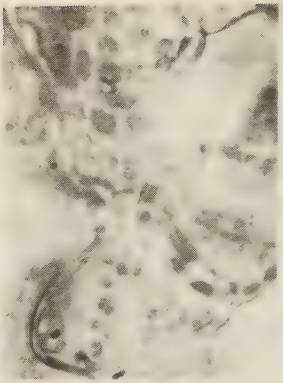


i

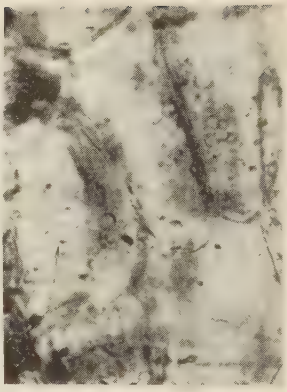
Taf.5.



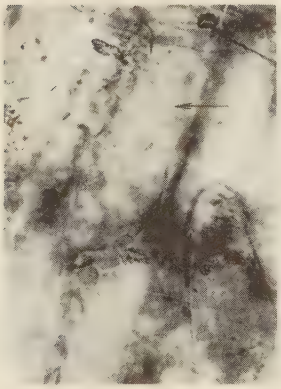
a



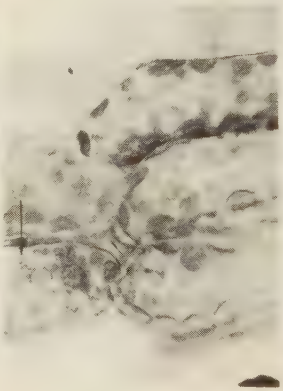
b



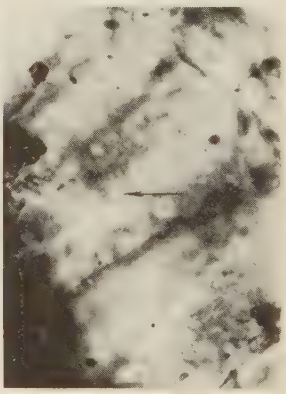
c



d

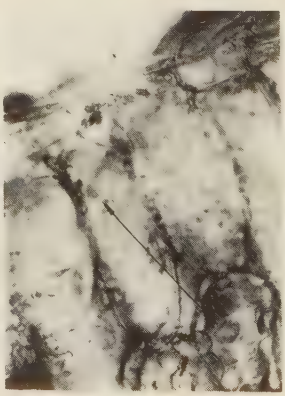


e



f

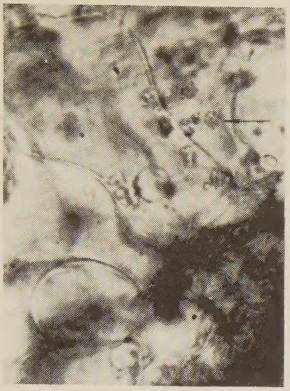
g



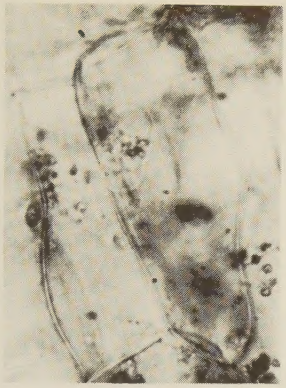
h

i

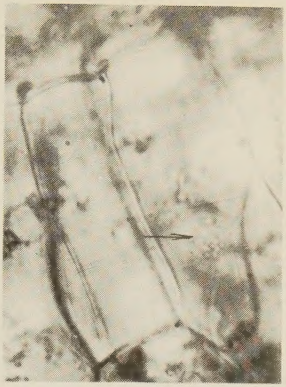
Taf.6.



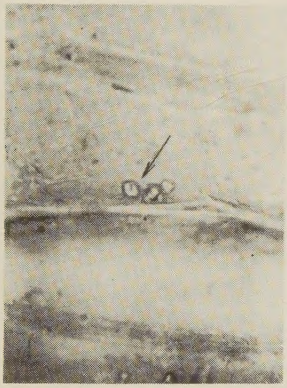
a



b

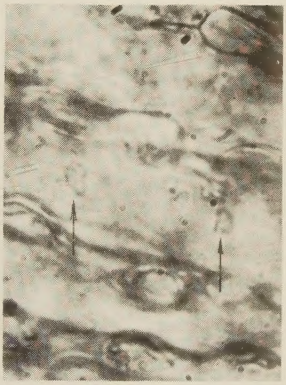


c



d

e



f

Taf. 7.